

Ph.D. Doktori értekezés

**BIOTIKUS ÉS ABIOTIKUS HATÁSOK SZEREPE AZ UGRÓVILLÁS
(COLLEMBOLA) KÖZÖSSÉG DEGRADÁCIÓJÁBAN**

Dombos Miklós

Témavezető: Gallé László a biológiai tudomány doktora

Szegedi Tudományegyetem, Ökológiai Tanszék

2000

TARTALOMJEGYZÉK

1. Bevezetés	4
1.1. Tudományos előzmények	7
2. Módszerek	15
2.1. Mintavételi problémák	17
2.2. Kísérleti mintaterület	17
2.2.1. Növényzet	17
2.2.2. Legeltetés	18
2.2.3. A legeltetés hatása a növényzetre	20
2.3. Kísérleti elrendezés	20
2.4. Mintavétel	20
2.4.1. Talaj fizikai és kémiai tulajdonságainak mérése	20
2.4.2. A növényzet mintavételezése	21
2.4.3. Collembola populációk mintavételezése	21
2.4.3.1. Az epedafikus Collembola-fauna mintavételezése	21
2.4.3.2. Az euedafikus Collembola-fauna mintavételezése	22
2.5. Adatelemzés	22
2.5.1. Talajparaméterek	22
2.5.2. Mintavétel tesztelése	23
2.5.3. Nem términtázati (texturális) analízisek	23
2.5.4. Fajösszetétel	23
2.5.5. Términtázat-analízis	24
2.6. A növényzet és az ugróvillások közötti térbeli kapcsolatok	26
2.7. Az euedafikus fauna mintavételezésére használt futtató berendezés hatékonyságának tesztelése	27
2.7.1. A futtató technikai leírása	27
2.7.2. A futtató hatékonyságának (pontosságának) tesztelése különböző hőmérsékleti gradienseknél	28
2.8. Az Rb jelölés megbízhatóságának tesztelése	28
2.8.1. Teszt állatok	29
2.8.2. Kémiai analízis	29
2.8.3. Kísérleti elrendezések	29
2.8.4. Statisztikai analízis	30
2.9. A Lepidocyrtus paradoxus (Uzel) epedafikus ugróvillás diszperziójának leírása jelölés-visszafogásos módszerrel "Pilot" vizsgálatban	31
3. Eredmények	32
3.1. Mintavétel	31
3.1.1. Talajparaméterek	32
3.1.2. Az epedafikus ugróvillások mintavételezése	34
3.2. Collembola-fauna	35
3.3. A Collembola közösség kezelésekre adott válaszai	37
3.3.1. Collembola Egyedszámok	37
3.3.2. Fajösszetétel	40
3.4. Términtázatanalízis	42

3.5. Növény-Collembola kapcsolat	48
3.6. Az euedafikus ugróvillások mintavételezése, a futtatás hatékonysága (Pontosság) és megbízhatósága	50
3.7. A jelölés vizsgálata a <i>Folsomia candida</i> (Willem) ugróvilláson	52
3.7.1. Az Rb kezelés hatása a ugróvillások növekedésére	53
3.7.2. Az Rb időbeli eliminációja	54
3.7.3. Keresztzennyeződés	57
3.8. Az epedafikus <i>Lepidocyrtus paradoxus</i> (Uzel) faj diszperziójának jelölés-visszafogásos leírása	57
4. Diskusszió	58
4.1. Az ugróvillások mintavételezése	61
4.2. Az ugróvillások jelölésével és diszperziójával összefüggő kérdések	62
5. Összefoglalás	64
6. Summary	66
7. Köszönetnyilvánítás	68
8. Irodalomjegyzék	69

1. BEVEZETÉS

Ha elkalandozunk az Interneten "Collembola" kulcsszó szerint, vagy az ökológiai, entomológiai kézikönyveket lapozgatjuk, feltűnik, hogy e rovarcsoport általános jellemzésénél elképesztő számokat közölnek az ugróvillások egyedszámáról, százezres, milliós nagyságrendű ugróvillás egyedszámot adnak meg egy négyzetméterre, egy focipályára (!), hogy további kurrens mértékegységet ne is említsünk. A világ –a hangyák melletti– egyik legnagyobb egyedszámú csoportjának tartják (Dunger 1983, 1997). Ezeknek az adatoknak a megbízhatóságát sok talajökológus megkérdőjelezi, miután egyrészt e szerzők nem közöltek adatokat mérésük pontosságáról, illetve megbízhatóságától, másrészt méréseiknél figyelmen kívül hagyták az ugróvillások términtázatát (Klironomos és mtsai. 1999a, Dutilleul 1993).

Ettől függetlenül általános az a nézet, hogy a mikroartropódák - nagy egyedszámukból is kifolyólag- jelentősen befolyásolják a talaj tápanyagcsere folyamatait (Moore és mtsai. 1991, De Ruiter és mtsai. 1994, Brussaard 1998), így szerepük fontossá válhat ökoszisztéma szintű környezeti változásokkal kapcsolatban, pl. a globális felmelegedéssel is összefüggő emelkedett légköri szén-dioxid koncentráció kapcsán (Jones és mtsai. 1998). "Fontosságuk", – azaz nagy hatásuk a tápanyagforgalomban nem a közvetlen hatásokon keresztül jelentkezik (Brussaard 1998), a mezofauna a talaj teljes respirációjához alig járul hozzá (Petersen és mtsai. 1982). Ezzel szemben az ugróvillások közvetett hatása az anyagforgalomban sokkal fontosabbnak bizonyult, amely főleg a talaj mikroflórájának –főként gomba, (többnyire *Actinomyces*), baktérium illetve alga és állati egysejtűek– szabályozásán keresztül valósul meg, miután ezek képezik az ugróvillások fő táplálékát.

Az ugróvillások a mikroflóra biomasszáját egyrészt *közvetlenül* (Bakonyi 1989, Lussenhop 1992, Kandeler és mtsai. 1999), fogyasztásuk révén tudják befolyásolni, másrészt különböző *közvetett* hatások révén, melyeket több review cikkben is elemeztek (Griffiths és mtsai. 1997, Bardgett és mtsai. 1998b, Bardgett és mtsai. 1998c). Ezek közül a következők a fontosabbak: a mikrobiális propagulumok diszperziójának elősegítése (Williams és mtsai. 1998, O'Connell és mtsai. 1997), mely ellentétesen a közvetlen hatással növeli a mikroflóra biomasszáját, a talaj kémiai tulajdonságainak megváltoztatása, pl. a nitrogén kilúgozódása (Ineson és mtsai. 1982), vagy a tápanyaggazdag ürülék felhalmozása. További indirekt hatásokat is kimutattak (lásd Scheu és mtsai. 1999), amelyek a mikroflórán keresztül a növényzetre is hatottak, így a mikorrhizás gombáknak (Lussenhop 1996, Klironomos és mtsai.

1995, 1999b), a növényi patogéneknek, vagy gyökérpatoének antagonistáinak fogyasztásán keresztül, kapcsolatot teremtve a talajalatti és talajfelszíni közösségek között.

Nemcsak magát a mikroflóra biomasszát, de annak összetételét is befolyásolhatják az ugróvillások a különböző mikroorganizmusok szelektív legelésén keresztül, amelyet mind „microcosm” –tehát laboratóriumi– mind „mesocosm, fél-terepi” kísérletekben is bebizonyítottak (Visser 1985, McLean és mtsai. 1996). Számos cikkben igazolták (lásd következő fejezet), hogy a legeltetéssel megváltozik a talaj mikroflórájának összetétele, a legelési nyomás növekedésével a bakteriális lebontási út kerül előtérbe, szemben a lassabb, opportunistább- gombák által végzett- dekomponálásnál. Eszerint tehát a legelési nyomás erősödésével megváltozik a készlet az ugróvillások számára.

Felmerül a kérdés, hogy jelent-e ez valamit az ugróvillások számára, pontosabban fogalmazva, létezik-e valamilyen készletfelosztás az ugróvillások között? E kérdés nagyon régen felvetődött a talajbiológusok között. Már a 70-es évek elején jelent meg cikk "The enigma of soil animal species diversity" (Anderson 1975) címmel, amelyben azt részletezték, hogyan lehet az, hogy ezek a "lebontók" ilyen óriási fajszaot érhetnek el egy relatíve kis területen, néhány köbcentiméter talajban, ha a táplálkozásuk azonos, mind "dekomponáló". Ez ellentmond a niche-szegregáció elméletének. Azóta számos munka foglalkozott az ugróvillások táplálékválasztásával (a "feeding preference" kulcsszó az 1977 óta összegyűjtött kb. 3000 publikáció 7%-ában van meg - BIOSIS, CAB, AGRICOLA, BA). Sok fajról bebizonyosodott táplálékpreferencia, főleg gombák tekintetében. (teljes review lásd. Hopkin 1997, Petersen és mtsai. 1982) Valamilyen preferencia kimutatása kísérletes elrendezésben természetesen sok műterméket produkálhat, ezért sokan megkérdőjelezik az ilyen kísérletek relevanciáját, illetve egyáltalán a táplálkozási preferenciabilitás általánosíthatóságát. Pl. Lee és mtsai. (1996) azt közölte, hogy a gombaevőnek tekintett euedafikus *Folsomia candida* (Willem) inkább eszik fonálférgeket, mint gombát. Ellenérvként Hedlund és mtsai. (1995) munkáját lehet felhozni, akik kimutatták, hogy bizonyos euedafikus, gombaevő Collembola (*Onychiurus* sp.) fajok képesek megkülönböztetni különböző gombák illatanyagait.

Általánosan az ugróvillásokról azt tartják, hogy főleg a mikroflórán, tehát gombákon, baktériumokon, egysejtű algákon "legelnek" – "mikrofág" állatok, illetve a lebomló növényi törmeléket rágják – "detritivore" állatok (Bargdett 1998c, Hopkin 1997), kisebb számban vannak közöttük ragadozók, vagy pollenevők is (Kato 1995). Szemben azonban más talajlakó állatcsoportokkal az ugróvillásokra nem végeztek el egy általános klasszifikációt figyelembe véve ezeket a tulajdonságokat. A mikroartropódákon belül az atkákra általánosan használják a Siepel (1994) által elvégzett besorolást, amely taxonómiai egységek szerint nemcsak a

táplálkozás, de más életmenet–stratégia szerint végzi a klasszifikációt, Stearns módszere után. Fonálférgekre ugyancsak elvégeztek hasonló vizsgálatokat, amelynek eredményeképpen a "maturity indexet" használják közösségi szintű környezeti indikációs vizsgálatoknál (Bongers 1990). Ugyanezekben a munkákban, az ugróvillásokat, mint "omnivore" állatokat kezelik és általában egy "guild"–be vagy "functional group"–ba sorolják (Berg és mtsai. 1998, Kay és mtsai. 1999).

Az utóbbi évek egyik talán legrészletesebb vizsgálatában–, mely a légköri széndioxid-szint emelkedésének hatását tanulmányozza a talaj anyagforgalmán és diverzitásán (Science 1998: 280, 441-443),- azt feltételezik, hogy a széndioxid-szint emelkedése - megváltoztatva a bakteriális és gombák által vezetett anyagforgalmat - meghatározott módon változtatja meg az ugróvillások fajösszetételét, éppen a táplálékválasztásuk (gomba preferencia) szerint (Jones és mtsai. 1998).

Ezek a közvetlen és közvetett hatások meghatározzák a különböző táplálkozási szintek diverzitását, amelyeket, aszerint hogy magasabb, vagy alacsonyabb szint felé irányul a hatás, "top.down", vagy "bottom-up" hatásokként foglalnak össze (Hunter és mtsai. 1992). Mindkét hatásra számos elmélet, illetve kísérlet született, bár ez utóbbi "bottom-up" típusú hatásokra inkább csak korrelációs vizsgálatok, mint kísérletes tesztek szolgálnak bizonyítékkal (Siemann 1998). Rosenzweig (1995) szerint a generalisták a "top-down" hatást erősítik, míg a specialisták inkább a "bottom-up" hatásért tehetőek felelőssé. A lebontókat – beleértve az ugróvillásokat is– generalistaként Siemann (1998), Tilman gyepeken történt nitrogén-kezelés kísérleteit elemezve, az első kategóriába sorolta, szemben a szűkebb talajbiológus szakma újabb elképzeléseivel (Griffith és mtsai. 1997, Bardgett 1998b).

A fent említett biotikus hatásokon kívül, abiotikus faktorok is befolyásolják a Collembola közösséget. Sőt e biotikus hatások bizonyítása előtt általános volt az a nézet, miszerint a Collembola közösség abiotikus kontroll alatt áll (Dunger, 1985). E szerzők szerint, az ugróvillások, miután magas plaszticitással rendelkeznek a táplálék kihasználásban, és miután e szerzők az ugróvillások forrásait általában elegendőnek tekintették, azt tartották, hogy az ugróvillásokat főként a talajnedvesség korlátozza.

Vizsgálatomnak az volt a fő célja, hogy kísérletesen összehasonlítsam a Collembola közösségre gyakorolt "bottom-up" típusú biotikus faktorok hatását, melyek a legeltetésből adódtak, a tájléptékű heterogenitásból származó abiotikus hatásokkal.

1.1. TUDOMÁNYOS ELŐZMÉNYEK

A legeltetés hatását több review cikkben elemezték, melyekben a növény–mikroflóra–talaj fauna kapcsolatokat vizsgálták (Bardgett és mtsai.1998b, Bardgett és mtsai.1998c). A növényeket tekintve két fő mechanizmust fontos kiemelni, amely befolyásolja a talaj mezofaunáját a legeltetésnél: egyrészt a herbivorok pozitív hatása növények szén beépülésének illetve a gyökérzet exudációjának mintázatán. Ezek rövid – C allokáció–, illetve hosszú távon – gyökérzet biomassa és morfológia– is kiválthatnak, amellyel végül is nő a növényi biomassa, így a mikroflórális biomassa is. Terepi vizsgálatok azt mutatták, hogy ezek pozitívan befolyásolják a talaj biótát, illetve, hogy megváltoztathatják a tápanyagellátást a rizoszférában a növények számára, növelik a tápanyagfelvételt. A második mechanizmus szerint a herbivorok úgy befolyásolják a talaj biótát, hogy megváltoztatják az avar összetételét. Itt pl. a lebomló gyökérzet magasabb nitrogénkoncentrációját, a másodlagos metabolikus termékeket, a tápanyagok emelkedését a levélzetben, illetve a növényzet fajösszetételének változását kell kiemelni, mely részben a szelektív legeléstől, részben a növényzeten belüli interakcióktól függhet.

Angliai gyepeken történt vizsgálatok bizonyítékokat szolgáltatottak a tekintetben, hogy a birkákkal való legeltetés pozitívan befolyásolja a mikrobiális közösséget (Bardgett és mtsai. 1997, 1998a,b, 1999a). Bardgett és mtsai. (1997) különböző típusú gyepeken azonos hatást talált, ahol a talaj mikrobiális biomasszája magasabb volt a legeltetett területeken, illetve a legeltetés megszüntetése szignifikáns csökkenést okozott a talaj mikroorganizmusainak biomasszájában. Ugyancsak változásokat okoz a legeltetés a mikroflóra összetételében. Bardgett és mtsai. (1997) *Agrostis–Festuca* dominálta gyepeken kimutatta, hogy az erősen legeltetett területeken a mikrobiális közösséget baktériumok dominálták, míg az alacsonyabb legelési nyomás alatt a gombák által dominált lebontási út volt az uralkodó. Ezek az eredmények egybeesnek Bardgett (1993b) eredményeivel is, amelyek hasonló, angliai természetközeli dombvidéki gyepekről származnak, *Nardus* illetve *Calluna vulgaris* voltak a domináns növényfajok a kevésbé legeltetett területeken, illetve *Agrostis*, *Festuca* az erősen legeltetett helyeken. Ezek ill. további adatok alapján Bardgett és mtsai. (1996) felállította azt az elméletet, hogy a legeltetés kedvez a "gyors" bakteriális útnak, mely labilis szubsztrátot eredményez, míg a nem legeltetett gyepeken főként a "lassú" gombák végzik a lebontást, kevésbé bomlékony termékeket hátrahagyva. Ezt az elméletet később további kísérletekkel is igazolták és



általánosították, miszerint stresszelt környezetben a bakteriális út a jellemző (Jones és mtsai. 1997, Bardgett és mtsai. 1999b).

A rövidtávú legeltetés általában gyors emelkedést okoz a mikroflóra biomasszájában, ami a talaj feletti növényi biomassza növekedésének tulajdonítható, míg a hosszú távú hatások kiválthatnak mind növekedést -ált. ez a gyakoribb-, mind csökkenést a talaj mikroflóráján. Ez annak a kettős kapcsolatnak köszönhető, amely a növényzet és a mikroflóra között áll fenn, miszerint a növényzet pozitívan hat a mikroflórára a lebontható tápanyagforráson keresztül, illetve negatív, kompetitív kapcsolatot tart fenn a mineralizált, oldott tápanyagok kihasználásáért. Gyengébb legeltetésnél még nem alakul ki kompetitív helyzet, ezért ott növekszik a mikroflóra biomasszája, de erős legelésnél már bekövetkezhet csökkenés is a mikroflóra biomasszájában. Bardgett és mtsai. (1998b) szerint a legeltetésnél több folyamat általánosítható a növényzet talajfelszín feletti és alatti részében (1 Táblázat).

A fent felsorolt folyamatok sokféle mechanizmuson keresztül valósulhatnak meg, melyek közül néhányat kísérletesen is igazoltak. Így pl. a legeltetés fenti hatásai –legalábbis részben– közvetlenül a levelek lerágásán keresztül működhetnek. Mawdsley és mtsai.(1997) kimutatták, hogy két gyepeken gyakori növényfaj (*Lolium perenne* és *Trifolium repens*) leveleinek levágásával növekedett a mikrobiális biomassza, annak ellenére, hogy a gyökér biomassza csökkent.

A gyökérzet biomasszájának legelés hatására történt változását vizsgáló kísérletek nem általánosíthatóak, az esetek többségében csökken a talaj alatti nettó primer produkció, de ellentétes hatást is kimutattak. A dél-dakotai prérin végzett vizsgálatok azt mutatták, hogy a legeléssel csökkent a gyökérzet szén allokációja, ami csökkenti a lebontható C mennyiséget a mikroflóra számára, valamint növekedett a levélzet N tartalma, ami a mikroflóra általi nitrogén mineralizációt növelte (Holland és mst 1992). Hasonlóan értelmezhető eredményeket kaptak a Serengeti alacsonyfüvű gyepein is (McNaughton 1983). A kevésbé intenzíven legeltetett észak amerikai magasfüvű gyepeken azonban nem voltak ilyen egyértelműek a válaszok, több külső faktor is hatást gyakorolt a mikrobiális folyamatokra, pl. trágyázás mennyisége, gyökér exudáció, talaj tulajdonságok, illetve a mikroklíma (Bardgett 1998a).

1 Táblázat A legelés hatása a növényzetre talajfelszín felett és alatt Bardgett és mtsai. (1998b) szerint.

1. Közösségi hatások	2. Fiziológiai hatások
talajfelszín felett	
megváltozik a növényzet összetétele a legelési nyomás nagyságától függően növekedhet, vagy csökkenhet a magasabb tápanyagtartalmú növények dominanciája	növekszik a levélzet tápanyag tartalma (C/N tartalom csökken) növekszik a másodlagos metabolikus anyagok koncentrációja a levelekben (fiziológiai védekezés)
⇓	
növekszik (vagy csökkenhet) az avar tápanyagtartalma	
talajfelszín alatt	
	csökken a szénbeépülés a gyökérzetben növekszik a nitrogén tartalom a gyökérzetben csökken a másodlagos metabolikus anyagok koncentrációja a gyökérzetben
⇓	
növekszik a lebomló gyökérzet tápanyagtartalma	
a talajfelszín feletti és alatti folyamatok eredményeként növekszik a mikrobiális aktivitás és mineralizáció	

A legtöbb legeltetett gyepen a növényzet biomasszájának csak kis részét legelik le a herbivorok, a legnagyobb hányada avarként tovább él a táplálkozási hálózatban ("afterlife effects" Finday és mtsai. 1996), amelynek kémiai minősége meghatározza a mikrobiális közösséget (Caddish és mtsai. 1997, Lambers és mtsai. 1998). Ezek közül a mikrobiális lebontási folyamatokat leginkább a következő tulajdonságok határozzák meg (Lambers és mtsai. 1998, Bardgett és mtsai. 1998b):

Szén-nitrogén arány, amely a potenciális lebonthatóságot tükrözi; különböző aromás vegyületek, ezek gátolják a mikrobiális folyamatokat, illetve nitrogént zárolnak tannin–protein komplexekben; illetve magas molekulásúlyú szénhidrátok mennyisége (cellulóz, hemicellulóz, lignin), amelyek kémiaiilag leginkább rezisztensek a dekomponálásra. Ezek a tulajdonságok a legelés hatására részben (1) a növények fiziológiai válaszaiként, részben (2) a növényzet közösségszerkezeti átalakulásaként változnak meg.

A növényzet fajösszetételének változása a lebonthatóság tekintetében fontos kérdés számunkra. Ugyanis a növények lebonthatósága a fajok, illetve a különböző stratégiájú csoportok között nagy változatosságot mutat (Cornelissen 1996). Cornelissen (1996) 125 brit növényfajon vizsgálta azt, hogyan változik a levelek lebonthatósága a különböző növényfajok, illetve növényi típusok között. Eredményei szerint a lebonthatóság tekintetében fontos jelleg lehet az életforma (pl. lombhullató–örökzöld), őszi levélszíneződés, taxonómiai csoport (család). A lágyszárúak között például a *Poaceae*, *Fabaceae*, *Asteraceae* sort lehetett felállítani a dekompozíciós rátájuk szerint. Míg a fás- és lágyszárúak között nem talált különbséget, a graminoid fűveknek alacsonyabb volt a dekompozíciós rátája a lágyszárú kétszikűeknél. Vizsgálatai szerint a fajösszetétel jelentősen befolyásolhatja a dekompozíciós folyamatokat, illetve a lebonthatóságot jól predikáló –”hagyományosnak” tekintett– tulajdonságok, mint a lignin, aromás tartalom, lignin/nitrogén arány, fizikai keménység, felületi ellenállás, további más jellegek is hasznosak lehetnek a dekomponálás modellezésében. A lágyszárúak lebonthatóságát –Lambers és mtsai. (1999)– szerint messze legjobban a C/N arány predikálja, miután ott kevésbé jelentős a tannin típusú kémiai védekezés a herbivorok ellen. További vizsgálatokból kiderült, hogy a levél élettartama és a lebonthatóság között negatív összefüggés van. A rövid életű levelekkel rendelkező fajoknak nem éri meg sok kémiai védelmi anyagotallokálni a levélzetbe, így aztán gyorsabban lebonthatóak. Számos fiziológiai jelleget megvizsgáltak annak igazolására, hogy ezek a jellegek kapcsolatban állnak ökológiai stratégiákkal (Grime és mtsai. 1996, New Phytologist 1999 143, csak e témával foglalkozó külön szám). Nemcsak a növényi stratégiák csoportosításában, de a biotikus interakciók kimenetelében, illetve anyagforgalmi folyamatoknál is fontosak lehetnek a komparatív munkákból kapott ökofiziológiai jellegek használata. Wardle (1998) 20 lágyszárú kétszikűt használva kimutatta, hogy a mikroflóra biomasszáját befolyásolták a különböző jellegekből képzett kezelések, a levélzet ill. a gyökérzet dekompozíciós rátája 74, ill. 84%–ban magyarázható volt a különböző jellegek fajok közötti varianciájával. A növényi fajok mikrobiális folyamatokban betöltött szerepének közvetlen bizonyítására több kísérletet végeztek el (ezek összegzésére lásd: Wardle és mtsai. 1997). Wardle és mtsai. (1996) csak két fajjal kísérletezett (*Trifolium repens*, *Lolium perenne*), a kevert kezeléseknél hol nagyobb, hol kisebb mikrobiális biomasszát mért, a kezdeti körülményektől függően. Bardgett és mtsai. (1999d) csak a fajszámot változtatta, 6, legelt gyepeken domináns növényt alkalmazva növekedett a dekompozíciós ráta a fajszámmal. A mikrobiális biomassza is növekedett, azonban a magas ANOVA interakció értékek arra utaltak, hogy nem volt mindegy melyik növényfajt alkalmazták. Egy másik kísérletében Bardgett és mtsai. (1999c) már a fajösszetétel

hatását tesztelte a mikroflórán illetve a lebontáson. Kísérletében az angliai legeltetett gyepek domináns fűvei közül a *Lolium perenne*, *Agrostis capillaris*, *Holcus lanatus*, és a *Festuca rubra* fajokat variálta. Azt kapta, hogy a kevésbé legelt gyepeken domináns *A. capillaris*, *H. lanatus*, és a *F. rubra* növelte a mikrobiális biomasszát, míg a *L. perenne*, amely tipikus a legeltetett gyepeken semmilyen hatással nem volt a mikroflórára. Az *A. capillaris*, *H. lanatus* fajok növelték a gombák biomasszáját a baktériumokéhoz képest a talajban, míg a *L. perenne* csökkentette a mikroflóra egyenletességét. Magyarozatuk szerint ezek az eredmények alátámasztják azt a korábbi hipotézist, hogy a faji, vagy inkább az ökofiziológiai jellegek közötti különbségek –mint "bottom-up" kontroll– meghatározzák a mikroflórában megjelenő különbségeket a különbözően legeltetett ill. fertilizált gyepek között, és erősebb a hatásuk a mikroflórára, mint a külső fertilizáció. E kísérletek mindegyike azonban csak néhány fajjal dolgozott, nagyobb fajszerű komparatív kísérletet még nem végeztek a legeltetés, illetve fertilizációs diszturbáció fenti aspektusának vizsgálatára.

E kísérletek alapján azt várom, hogy ha megváltozik a növényi fajösszetétel és ennek térbeli rendezettsége (térbeli struktúrája) a legeltetés következtében, akkor megváltozik az ugróvillások fajösszetétele és térbeli struktúrája is. Ez részben a növényi anyagok lebonthatóságában bekövetkezett változások és az ennek nyomán megváltozott mikroflóra biomasszája és összetétele miatt következhet be.

A legeltetés hatása mellett más külső abiotikus körülmények is megváltoztathatják a gyepek talajának anyagforgalmát, így a C és N forgalmat, melyek közül a legerősebb a klimatikus és topográfiai hatás. Pl. a Serengeti park területén McNaughton (1983) 105 gyept összehasonlítva arra a megállapításra jutott, hogy a térbeli heterogenitás volt a legszorosabb összefüggésben a növényzet diverzitásával és a talaj tápanyagforgalmával, mely hatás a lokális (az egyes gyepeken belüli) variabilitásnál és a tájleptékvű topográfiai változatosságnál is jelentkezett. A klíma, amely közvetlenül befolyásolja a talaj hőmérsékletét és nedvességét, meghatározza a talaj mikrobiális aktivitását is, illetve ezen keresztül a talaj textúráját. Ugyancsak a tanzániai gyepeken Ruess és Seagle (1994) kimutatta, hogy a topográfiai hatásokból következő talajfizikai tulajdonságok erős korrelációban állnak a talaj mikrobiális biomasszájával. Regressziós modelljükben a talaj vízkapacitása és a teljes humusztartalom magas prediktív erővel bírt a mikrobiális biomassza és a talajrespiráció tekintetében a területek között.

A magyarországi löszterületeket jellegzetes tájleptékvű topográfiai elemek alkotják. A löszplatók között természetes, illetve mesterséges hatásra löszvölgyek keletkeztek, mely völgyek talaja a különböző klimatikus hatásnak kitett völgyoldalakon más víz, és

anyagforgalommal rendelkezik (Ádám és mtsai. 1959). A klimatikus és topografikus viszonyoknak közvetett hatásaik is vannak a talajra, mely a vegetáció típusán és a növényi fajösszetételen keresztül visszahat a talaj tápanyagellátására. A löszvölgyekben a kitettségüknek megfelelően különböző típusú vegetáció tenyészik, melyet tehát a talaj fizikai és kémiai tulajdonságaival együtt főleg az abiotikus viszonyok határoznak meg (Boros 1953, 1959, Zólyomi 1958)

A topográfiai viszonyok és a legeltetés együttes vizsgálatára eddig kevés kísérletet végeztek. Frank és Groffman (1998) a Yellowstone park legelőin végzett ilyen vizsgálatot. Kimutatta, hogy a talaj C és N forgalma kétszeres volt a legeltetett területeken, mint a 30 éve elkerített mintahelyeken, továbbá, hogy a topográfiai helyzet (dombtető, oldal, domb alja) hasonló nagyságrendben változtatta meg a nitrogén mineralizációt, mint a legeltetés. Feltételezték azt, hogy a topográfiai hatás a nitrogén mennyiséget főleg a nitrogén immobilizáción keresztül, míg a legeltetés a teljes mineralizáció emelésén keresztül hatott. A legeltetés és az erdőtüzek együttes hatását a talajra és a növényzetre az Észak-Amerikai magasfűvű préríken vizsgálták. Hobbs és mtsai (1991) kimutatta, hogy a legeltetés befolyásolja a tűz hatását a talaj tápanyagforgalmán. Hasonlóan Collins és mtsai (1998) kísérleteiből kiderült, hogy a túl gyakori erdőtüzek okozta fajszerkezet csökkenést visszafordította a legeltetés.

Ismereteim szerint egy kísérletben eddig még nem tesztelték ugróvillásokon a legeltetés és a topográfiai viszonyok hatását, kísérletemben egy olyan terepi szituációt használtam fel, ahol e két faktor együtt volt vizsgálható. Ez azért lényeges, mert kísérletesen tesztelni lehet a Collembola közösségek szerkezetét befolyásoló elméletek predikcióit, mivel így e két hatás nagysága közvetlenül összehasonlítható. A két hipotézis, miszerint a Collembola közösség biotikus kapcsolatai erősebbek, vagy gyengébbek az abiotikus hatásoknál nem térmentázati (texturális) szinten is különböző válaszokat jósol. Így az abiotikus stressz-hipotézis szerint csökkennie kell az egyedszámnak a legeltetéssel, miután a legeltetés hatására szárazodik a talaj. A biotikus kontroll szerint viszont éppen nőnie kell az ugróvillások egyedszámának, miután a mikroflóra biomasszája nő. A fajösszetétel tekintetében csak akkor lehet predikciónk, ha ismerjük a Collembola fajok táplálék preferenciáját, illetve szárazsággal szembeni toleranciáját, ami nagyon ritka esetben várható. Ha azonban a két faktort együtt vizsgáljuk, akkor önmagában már az jelezheti a különbséget a két hipotézis között, hogy a fajösszetétel másként változik meg a két hatásra. A térmentázat elemzésekor még közelebb juthatunk a problémához. Itt két fő tételt kell megjegyezni. (1) Ha a legeltetés egy olyan diszturbáció, aminél nincs biotikus hatás, akkor a közösség térbeli szerkezete mintegy „szétesik”, azaz a térbeli

asszociáltság csökken, illetve ennek maximuma alacsonyabb térskálára fog esni. Ha a diszturbatív hatás mellett megjelenik egy „új rendező elv”, más biotikus hatás „térben strukturálja” a közösséget, akkor új térbeli koalíciók (térben asszociált fajok) alakulnak ki. (2) Ez a biotikus hatás egy „bottom-up” hatás –ha nem tekintjük a predáció okozta „top-down” hatásokat-, amely a növényzetben bekövetkezett és a mikorflórán keresztül közvetített hatás lehet, amelyet azért lehet térben nyomon követni, mert a növényzet térbeli struktúrája jellemezhető és változása mérhető a diszturbációnál. A növényzet, és ennek térbeli heterogenitása a Collembola közösség számára leginkább a növényi anyagok lebonthatósága szempontjából fontos, ezért a növényzet szén/nitrogén tartalmának aránya és az ugróvillások közötti kapcsolatokat vizsgáltam. Itt azt várom, hogy a jobban lebontható, magasabb tápanyagtartalmú és ezért magasabb mikroflóra biomasszát fenntartó növényi foltokban több ugróvillás egyed él, és más fajok dominálják ezeket a „jó” foltokat, éppen azok a fajok, amelyek a legeltetés hatására elterjedtek, mivel a legeltetés hatására a növényi tápanyag tartalom, a növényi anyagok lebonthatósága -a gyorsabb bakteriális lebontás útján- javul. Azaz a legeltetéssel előretörő fajok nemcsak „textúrálisan” válnak dominánssá (nő az átlagos egyedszámuk a legeltetett mintaterületeken), hanem ezt az „elterjedést” úgy hajtják végre, hogy a „jó” foltokat foglalják el, tehát azokat a térrészeket dominálják, ahol a gyors lebontás jellemzőbb (2. Táblázat).

2. Táblázat A kísérlet hipotézisei

Hipotézisek		1. létezik "bottom-up" hatás gyepeken élő Collembola közösségen, azaz biotikus kontrol alatt áll a diszturbáció	2. a legeltetés diszturbatív hatása nem "bottom-up" hatáson keresztül valósul meg, abiotikusan stresszelt az ugróvillás közösség
Predikciók	válasz- paraméter: Collembola		
nem términtázati (texturális) változók	egyedszáma	nő (a mikrobiális biomassza növekedésével)	csökken (a talajnedvesség csökkenésével)
	fajszáma	csökken (a készlet diverzitásának csökkenése miatt)	csökken (szárazság-toleráns fajok dominánsá válnak)
	egyenletessége	csökken (a készlet diverzitásának csökkenése miatt)	csökken (az általános diszturbancia elmélet miatt)
	fajösszetétele	labilis szubsztráton élő, főleg baktériumokkal táplálkozó fajok dominanciája nő	szárazság-toleráns fajok dominánsá válnak
términtázat-analízis	térbeli heterogenitás maximumpontjának térléptéke	nincs predikció	csökken
	asszociáltsági tér	úgy változik meg, hogy a legeléssel növekvő egyedszámú fajok teljes asszociátuma minden más faj asszociáltságának rovására nő. (nő a szervezettség)	úgy változik meg, hogy a legeléssel növekvő egyedszámú fajok teljes asszociátuma függetlenül nő a többi faj asszociáltságától. (csökken a szervezettség)
a növényzet C/N értéke, (potenciális dekompoíciós ráta) korrelál az ugróvillások	egyedszámával invazív fajcsoportok relatív abundanciájával	van összefüggés van összefüggés	van összefüggés nincs összefüggés

2. MÓDSZEREK

2.1. MINTAVÉTELI PROBLÉMÁK

A bevezetésben felvetett problémák vizsgálata azonban számos módszertani kérdést vet fel. A "top-down" típusú kísérletekből nem véletlenül lehet többet találni. Itt a fogyasztó kizárásával megfelelően lehet kísérletes szituációt kialakítani. A "bottom-up" kísérleteknél viszont az a probléma, hogy általában a készlet diverzitása nincs a kísérletező kontrollja alatt, így még ha regressziós jellegű statisztikákat is alkalmaznak, nem lehet csak korrelációs munkának tekinteni, mint ahogyan ezt Siemann (1996) is hangsúlyozta saját kísérleteik elemzésénél. Tilman és mtsai. közvetlen kísérleteket terveztek a fajszám manipulálásával különböző tápanyagforgalmi folyamatok tesztelésére (Tilman és mtsai. 1997, Hooper és mtsai. 1997, Sankaran és mtsai. 1999). E módszert azonban Wardle (1999) erősen kritizálta. E kísérletek kezeléseinél különböző diverzitású közösségeket alkalmaztak, ahol a fajkompozíciót random alakították ki egy előre meghatározott fajkészletből, majd tesztelték a különböző mechanizmusokon – főleg a nitrogén körfolyamat elemein – elért hatást. Ekkor azonban – Wardle szerint –, ha az egyes fajoknak különböző a hatása a válaszparaméterre, akkor a megadott fajkészlet szerinti eloszlása a fajoknak eleve meghatározza az eredményt, így ezzel a kísérleti elrendezéssel nem lehet diverzitás-függést tesztelni. A vita tovább folytatódott – illetve tart ma is –, két egymással nagyon ellentétes szemléletű iskola polémiájaként (lásd. pl. van der Heijden és mtsai. 1999). E kísérletek növényeken folytak, ahol a manipuláció technikai problémáit könnyebben lehet kezelni, mint rovarokon. Ismereteim szerint ugróvillásokon nem végeztek hasonló – a diverzitás manipulációját felhasználó – kísérletet terepi körülmények között, az egyetlen ilyen típusú kísérlet a már említett széndioxid hatását vizsgáló „mesocosm” kísérlet. Terepi körülmények között csak az egyedszámot lehet manipulálni az ún. "litter bag" kísérletben, ahol egy meghatározott lyukméretű hálóval kizárhatóak az ugróvillások.

Visszatérve az első típusú –megfigyeléses– vizsgálatokhoz, felmerül a kérdés, hogyan lehet a korrelációs vizsgálat interpretálhatóságát erősíteni. Erre Dutilleul (1993) ismertetett egyfajta lehetőséget, a skálázás, főleg a térbeli skálázás segítségével (lásd. további cikkek: Spatial feature 1993, Ecology 74, Juhász-Nagy 1976, 1984). E megközelítés lényege, hogy a különböző skálákon kapott korrelációk azáltal válnak interpretálhatókká, hogy (1) vagy a skála bizonyos pontjai valamilyen funkcióhoz köthetőek, (2) vagy a két változó együtt változik a térben, tehát a különböző skálákon is megvan a korreláció. Magának a kiszemelt változónak a térbeli változása meghatározza a kísérlet tervezését is, azaz úgy is lehet erősíteni a kísérlet

erejét, hogy még mielőtt elvégeznénk a kísérletet, megkeressük e "számunkra megfelelő" térskálát (Dutilleul 1993). A fentiek miatt a vizsgálatokat két módon folytattam. Egyrészt (1) a hatások összehasonlítását mintavételi helyek szerint átlagolva végeztem el, másrészt (2) términtázat-analízist végeztem, ahol minden egyes mintaelem térpontok szerint is meg volt különböztetve. Ekkor a változók esetleges egymásra gyakorolt hatását térpontonként, illetve térskálán hasonlítottam össze a különböző kezelési szinteken.

A térpontok tulajdonságai közötti kapcsolatok keresésénél azonban további metodológiai probléma jelentkezik az ugróvillásoknál. Egyrészt nehéz egy térpontról többször mintát venni, miután a mintavétellel valamilyen módon mindig sérül a környezet, másrészt, ami már nemcsak a módszer korlátja, hanem módszertani probléma, az ugróvillások mozgásával ill. területhasználatával függ össze. Az általam is követett közösségökológiai "csapdázásos" kísérletekben az egyedszámokkal, vagy más az egyedszámokkal összefüggő paraméterekkel a populációk túlélését becslik az adott területen, vagy térponton. Ha a terület, vagy térpont elegendően nagy ahhoz, hogy diszperziós folyamatok ne okozzanak szisztematikus hibát, vagy ismert a diszperzió jellege, akkor az egyedszámokból kapott eredmények interpretálhatósága nem – vagy kevésbé – függ az egyedek területhasználatának jellegétől. Más esetben, ha nem az egyedszám, hanem pl. a szaporodási siker a válasz-paraméter, akkor a faj szaporodási jellege már meghatározhatja, hogy mekkora az a terület, vagy térpont, amelyhez kapcsolható tulajdonságok felelősek lehetnek a vizsgált paraméter értékéért. Az ugróvillások vizsgálatában általában egy év különböző aspektusaiból összegzett egyedszám-értékeket vetnek össze "viszonylag nagy" területtel, pl. 5x5, 10x10 méter alapterületű mintahelyeken. Akkor azonban –mint esetünkben–, ha a válaszparaméternél interpretálni kívánt terület "kicsi"- esetünkben 20 cm-, azaz a diszperziós mozgásokkal összevethető nagyságban van, szükséges lehet a területhasználatot is vizsgálni. Ha azt feltételezzük, hogy minden egyed véletlenszerűen és ugyanannyit mozog, akkor a területhasználat csak a mérés pontosságát csökkenti, de nem lesz torzított a mintavétel (pl. csökken a korreláció nagysága egy faj egyedszáma és bizonyos típusú térpontok között). Ellenkező esetben azonban szisztematikus hiba keletkezhet a mintavételnél (gyakorlatilag elfedődhetnek az előbbi korrelációk). Ezt a problémát két oldalról közelítettem meg: egyrészt –rekurzív módon– a términtázat-analízisben használt random referenciának egy olyan típusát használtam, ahol az esetleges diszperziós hatás jelentkezhet és vizsgáltam, hogy az ebből adódó hiba mennyire csökkenti a mintázat interpretálhatóságát. Másrészt külön kísérletet terveztem az ugróvillások diszperziójának előzetes vizsgálatára, miután epedafikus *Collembola* fajokról konkrét, mérhető eredmény még nem született. Ehhez azonban először

még egy jelölési technikát is ki kellett dolgozni az ugróvillásokra, amelynél az elemi jelek közül a rubídiumos jelölést használtam.

A széleskörűen alkalmazott ^{15}N –es jelölés mellett, melyet főleg a táplálkozási hálózatok illetve az anyagforgalom vizsgálatánál használtak (Bakonyi 1998, Bakonyi és mtsai. 1995, Moore and de Ruiter 1991), más jelölési technikát még nem alkalmaztak ugróvillásokon. Nemcsak a diszperzió méréséhez, de az ökológia más területein is fontosak a jelölési technikák, így pl. a populációgenetikai adatok térbeli strukturáltságának okozati vizsgálatánál (Petersen 1978, Carapelli és mtsai. 1997), a populációméret pontos becslésénél, a genetikailag módosított mikroorganizmusok vektorainak diszperziós vizsgálatánál (Dighton és mtsai. 1997). A rubídiumos jelölésnek van néhány előnye, a többi jelölési technikával szemben: kémiaiilag hasonló a káliumhoz, gyorsan felszívódik a növényi szövetekben, (így "önjelölés" is lehetséges, amelynek nagy előnye van olyan védetten élő rovaroknál, mint az ugróvillások, miután nem kell a jelöléshez külön befogni az állatot), nem radioaktív, így terepen könnyen alkalmazható, alacsony a toxicitása, nem fitotoxikus és viszonylag olcsó.

Mindezek a diszperzióval foglalkozó vizsgálatokat dolgozatomban csak mint metodológiai problémákat kezeltem, nem volt célom a diszperzióval összefüggő viselkedésökológiai kérdések vizsgálata.

2.2. KÍSÉRLETI MINTATERÜLET

2.2.1. NÖVÉNYZET

A kísérleti terület a Mezőföld löszplatóján, a Dinnyés-Kajtori-csatorna völgyrendszerében helyezkedik el (Horváth és mtsai. 1999). A csatorna egyik oldalát ennek a löszplatónak a szegélye határolja, amely nem egyenes, összefüggő, hanem un. mellékvölgyek keletkeztek rajta (1. térkép). A mellékvölgyek lefutása közelítően északnyugat-délkeleti irányú, ezért tehát minden mellékvölgyben egy-egy ÉK-re ill. DNy-ra néző völgyoldal található. A völgyoldalak meredeksége 20° és 35° közötti (Ádám és mtsai. 1959).

A terület alapköze típusos lösz, amelyen löszgyepek, nagyrészt *Salvia - Festucetum rupicolae* állományok tenyésznek (Boros 1953, 1959; Zólyomi 1958). Ezek a löszgyepek természeti értékekben gazdag növényzetet tartanak fenn, melyek a környező területek más löszvölgyeiben is megtalálhatóak. E területekről az utóbbi évtizedben számos florisztikai ritkaság került elő (Lendvai 1993; Lendvai és Horváth 1994, Horváth 1996). Míg a völgyeken maximum legeltetés folyt, addig a löszplató már évszázadok óta mezőgazdasági művelés alatt

áll, tehát szántották. Az "ősinek" nevezhető egykori lösztölgyeseket (*Aceri tatarico - Quercetum*) már évszázadokkal korábban kiirtották. Erre közvetett bizonyítékok a II. József korabeli (a térségben 1783-ban elvégzett) I. Katonai Felmérés térképei, mely szerint a XVIII. Század második fele óta a tájegység erdőterületeinek aránya nem változott. Ezekből az adatokból két fontos következtetést kell levonni: (1) a korábbi erdei vegetáció legalább kétszáz évvel ezelőtt átalakult. (2) a vegetáció ősinék tekinthető, miután az erdők eltűnése óta a gyepek folytonosan léteznek.

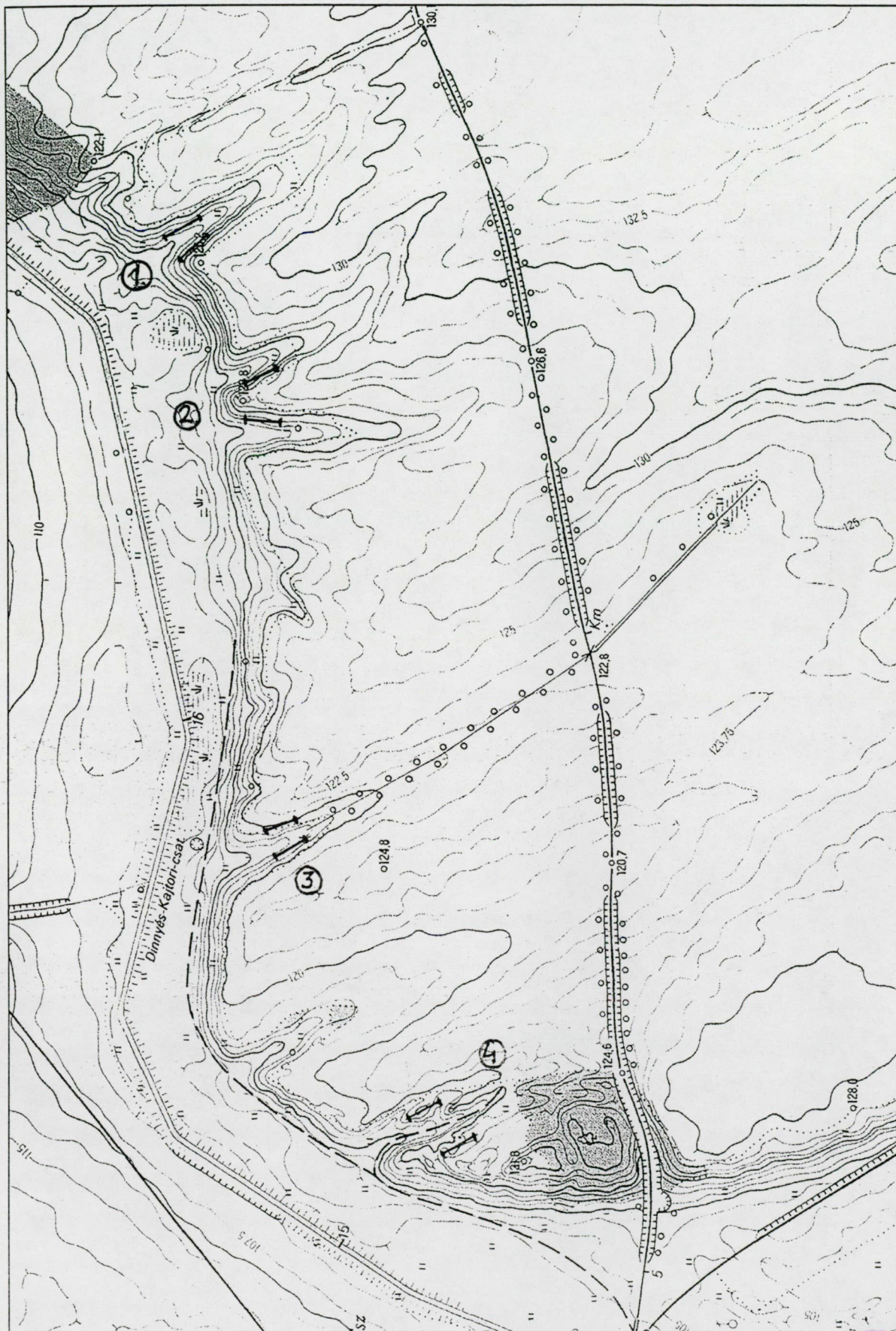
A kétféle kitettség a vegetáció típusában is megmutatkozik, az északias kitettségű völgyoldalakon a széleslevelű, nagytermetű kétszikűekkel jellemezhető, lösz erdőssztyeppré alakult ki. A gyepek fiziognómiai struktúrájára jellemző a több szintre való tagolódás, a magas összborítás (akár a 150%-ot is meghaladhatja). A dél-nyugatias kitettségű völgyoldalakon a *Salvia - Festucetum rupicolae* löszpusztagyep tenyészik (Zólyomi 1958). Domináns pázsitfűvei a *Festuca rupicola*, *Stipa capillata*, *Agropyron intermedium*, melyek xerofrekvens jellegűek. Általában zárt gyepek, de az összborítás a 100%-ot ritkán haladja meg (Horváth és mtsai. 1999).

2.2.2. LEGELTETÉS

A területek kezelőinek és tulajdonosainak elmondása, illetve a korábbi TSZ adatai alapján elmondható, hogy a területet minimum 40–50 éve legelőként használják. Az 1. térképen látható völgyrendszer elhelyezkedéséből arra lehet következtetni, hogy az 1, 2, jelzésű völgyek mindig alacsonyabb legelési nyomás alatt álltak, szemben a 4, 5. völgyekkel, miután a legeltetést mindig nyugat felől a csatorna partján kezdték, ugyanis ez az egy megközelítési útvonal van. Az 1, 2, völgy tulajdonosa szerint ezeket a völgyeket legalább 10 éve nem legeltették, egyedül egy égetés történt az 1. völgy észak-keleti oldalán, ami zavaró hatású lehet számunkra.

Ezeknek az adatoknak az alapján egy gyengébb és egy erősebb legeltetési kezelést állítottam fel. Az erősebb jelző alatt azonban az irodalomban használatoshoz képest még mindig viszonylagosan moderált legeltetést kell érteni, kifejezetten magas legelési nyomás a BN jelzésű területeken volt, ahol a vegetáció drasztikusan megváltozott (Horváth és mtsai. 1999). Ennek oka, hogy a birkák delelő és itatóhelyei itt helyezkednek el.

1. Térkép. A vizsgálat mintaterülete. (a számok a kísérletbe bevont völgyeket jelölik;
— : mintahelyek)



2.2.3. A LEGELTETÉS HATÁSA A NÖVÉNYZETRE

A degradálódás mind florisztikai, mind texturális –a fajok relatív abundanciájában– szinten megmutatkozott, mind pedig közösségszerkezeti változásokat eredményezett a növényzeten (Horváth és mtsai. 1999). A florisztikai hatások között jellegzetesebb a szűrés lágyszárúak előretörése, a társulásközömbös és gyomfajok felszaporodása, a szűkebb cönológiai, ökológiai tűréshatárú fajok csökkenése, a ritka, illetve védett fajok eltűnése, az északias völgyekben a *Brachypodium pinnatum* visszaszorulása, 70%-os borításról 0%-ra. Az összborításban nem volt szignifikáns hatása a legeltetésnek (Horváth és mtsai. 1999).

2.3. KÍSÉRLETI ELRENDEZÉS

Az 1,2,3,4 völgyekben (1. térkép), a völgyoldalak közepén 20×1 méteres mintaterületeket jelöltünk ki, a völgyek mindkét kitétséges oldalain. Ez a "linea" típusú elrendezés egyrészt csökkentette a talaj vízgrádiens okozta szisztematikus mintavételi hibát, másrészt a növényzet foltosságából, illetve annak a kezelések közötti változásából származó hibák csökkentésére is alkalmas volt. Ez a terepi szituáció lehetővé tett egy split-plot típusú kísérleti elrendezés felállítását. A legeltetés volt az egyik (fő) faktor, két kezelési szinttel: legeltetett (3, 4 völgyek), nem legeltetett (1, 2 völgyek), illetve a kitétség volt a másik faktor, amely a főfaktor minden kezelési szintjében egyformán, mindkét kezelési szinttel (észak–kelet ÉK, dél–nyugat, DNy) szerepelt (teljes split-plot).

2.4. MINTAVÉTEL

2.4.1. TALAJ FIZIKAI ÉS KÉMIAI TULAJDONSÁGAINAK MÉRÉSE

A legelés talajban történő diszturbáló hatásának követésére azokat a fizikai, kémiai tulajdonságokat mértük meg, amelyek irodalmi adatok alapján a leginkább változnak a legeltetéssel (Bardgett 1993b). Tíz talajmintát vettünk fel a felső húsz centiméteres talajszintből, párhuzamosan a mintaterületek szélén, 10 méteres távolságban. Az aktuális nedvesség-tartalmat gravimetrikusan határoztuk meg, szárítás után. A talaj textúráját az Arany-féle kötöttségi értékkel becsültük (Búzás 1993). A kémiai tulajdonságok közül a foszfor-, a nitrát-, és a humusztartalmat mértük (Búzás 1993). A foszfort Ca-laktátos extrahálás után fotometrikusan, SnCl-molibdenátos aszkorbinsav felhasználásával, a vízben oldható nitrátot kolorimetrikusan, fenoldiszulfonsavas módszerrel, a százalékos szervesanyag-

tartalmat (humusz) Kálium-bikromátos módszerrel mértük meg (Búzás 1993). Ezen kívül mintahelyenként tizenöt ismétlésden 3T-system típusú penetrométerrel a talaj felső 30 centiméterében mértük az aktuális nedvességet és a tömörödöttséget 1 centiméteres függőleges felbontásban.

2.4.2. A NÖVÉNYZET MINTAVÉTELEZÉSE

Mind a kísérleti terület, mind a mintaterületek kiválasztásában, illetve a csapdák elhelyezésében is teljesen párhuzamosan folyt az ugróvillások mintavételezése a növényzettel (Horváth és mtsai. 1999). Ez a növényzet és az ugróvillások közötti kapcsolatok vizsgálatánál volt fontos. A növényzet fajösszetételének becslésére 10 x 10 cm-es un. mikrokvadrátok szolgáltak szabályos, linea elrendezésben. A %-os borítás mérése 2 x 2 méteres kvadráttal 6 plotonként 6 ismétléssel, a mikrokvadrátoktól fél méterre párhuzamosan folyt, 0, 10, 20, stb méteres távolságokban. A növényzeti felvételek a csapdázás időszakában folytak, attól legfeljebb két hetes eltéréssel

2.4.3. COLLEMBOLA POPULÁCIÓK MINTAVÉTELEZÉSE

2.4.3.1. AZ EPEDAFIKUS COLLEMBOLA-FAUNA MINTAVÉTELEZÉSE

Az epedafikus Collembola faunát kétféle talajcsapdával mintavételeztem: (1) "szokásos" pohárcsapdával, (2) általam kifejlesztett speciális kétszintű, kis méretű talajcsapdával. 1996-ban tavasszal, nyáron és ősszel 15 darab hagyományos talajcsapdát működtettem két hétig a legeltetett és nem legeltetett területeken mindkét, tehát az ÉK-i és DNy-i oldalakon egyrészt annak érdekében, hogy faunisztikai adatokat nyerjek a területről, illetve hogy a különböző területek Collembola faunája mennyire függ az aspektusoktól. Ugyancsak teszteltem azt, hogy a különböző típusú talajcsapda használata okoz-e torzítást a fajszám, egyedszám és fajösszetétel becslésében.

1996 júniusában azt teszteltem, hogy mennyi ideig kell a talajcsapdáknak működniük maximális fogott fajszám eléréséhez. Ehhez különböző időpontokban szedtem föl a csapdákat, majd a kumulatív fajszámot vizsgáltam.

1996 júniusában a legelső (tehát nem zavart) völgy D-i illetve É-i oldalán (D1 és E1) 100 darab csapdát helyeztem le a términtázat-analízishez használt elégséges mintaszám mérésére.

1997 júniusában összesen 8 mintahelyen állandó kitelepítésű, speciálisan két talajszinten működtethető, dupla Barber-csapdákat raktam le. Minden mintaterületen 100 darab csapda működött línea elrendezésben, egymástól 20cm-re. A kitelepítés a növényzeti mikrokvadrátos transzektekkel átfedően, minden második mikrokvadrát helyén történt, hogy a növényzettel közvetlenül összehasonlítható legyen.

A csapdák egy 5 cm átmérőjű hengerrácsba illeszkednek bele úgy, hogy a henger felszínén - amely a talaj felszínére ér - egy 4 cm mély pohár, illetve ez alatt - a henger alján - egy másik pohár volt elhelyezve 70%-os, felületaktív adalékkal dúsított glikollal töltve. A henger felett ugyancsak 5 cm átmérőjű korongot helyeztünk drótállványon azért, hogy az esetleges csapadék ne öntse ki a kis méretű poharakat. A két csapda anyagából összeöntve válogattuk ki az ugróvillásokat, majd Eppendorfer csövekben 70%-os alkoholban tároltuk.

A határozást Stach (1947, 1954, 1956, 1960, 1962), Gisin (1960), Fjellberg(1980) határozókönyvei alapján végeztem, illetve F. Janssens elektronikus adatbázisa és határozókulcsa alapján (Hopkin, 1997; <http://www.geocities.com/~fransjanssens/>).

A határozásban Dr. Tráser György és Dr. Erhard Christian is segítségemre volt. A határozáshoz a különböző fajok néhány példányáról Mark-André I.,II, kezeléssel tartós preparátumokat készítettem.

2.4.3.2. AZ EUEDAFIKUS COLLEMBOLA-FAUNA MINTAVÉTELEZÉSE

A besüllyesztett talajcsapdák talaját az euedafikus Collembola-fauna mintavételezésére használtam föl. Az 1996-ban elkészített módosított Tullgren-típusú talajfuttató berendezéssel egyszerre 200 darab talajmintát tudtam kifuttatni. Az összesen 800 talajminta mindegyikét egy hét alatt futtattam ki. Teszteltem a futtató hatékonyságát (pontosságát) és megbízhatóságát a különböző hőmérsékleti gradienseknél.

2.5. ADATELEMZÉS

2.5.1. TALAJPARAMÉTEREK

A kezelések hatását kétutas variancia-analízissel teszteltem, a normalitást Kolmogorow-Smirnov tesztel, illetve "half normal probability plot"-al ellenőriztem, a százalékos humusztartalomnál $\arcsin\sqrt{x}$ transzformációt használtam.

2.5.2. MINTAVÉTEL TESZTELÉSE

A két különböző pohárcsapda hatékonyságát (pontosságát) nemparaméteres statisztikával teszteltem. A fajszám becslését fajtelitődési görbék használatával ellenőriztem Walter (1995) szerint. Minden ploton a 100 elsődleges mintából 50 mintát választottam ki véletlenszerűen, és jegyeztem az új fajok számát, az ismétlések száma 100 volt. Az analízishez a Specarea (Németh, 1999) programját használtam. A kapott fajtelitődési görbékre Soberon és Lorente (1993) féle függvényt illesztettem : $\text{fajszám} = a(1 - e^{-b \cdot \text{mintaszám}})$, ahol a és b paraméterek mutatják a telitődési becsült fajszámot: $R = a/b$. Az a mintaszám, amely a fajok 95%-nak begyűjtéséhez szükséges a következő egyenlet adja meg: $t_{95} = -\ln 0,05/b$. Az illesztett függvényeket a legkisebb négyzetes illesztéssel, quasi-Newton alkalmazással becsültem, a Statistica programcsomag felhasználásával (StatSoft, Inc. 1995). Ez után F próbával azt teszteltem, hogy a mintavételi hatékonyság (mért fajszám/becsült fajszám) függött-e a kezelésektől.

Nemparaméteres statisztikákkal teszteltem azt, hogy a háromtípusú mintavétel között, illetve a kis talajcsapdák felső és alsó poharai között volt-e különbség a fajszám, egyedszám, és a fajkompozíció tekintetében (Mann-Whitney U teszt, Spearmann korreláció). A fajösszetétel különbözőségének tesztelésénél a Jaccard indexeket használtam fel. Itt a kis talajcsapdáknál az alsó-alsó, és felső-felső összehasonlításból származó Jaccard függvény értékeinek mediánjait hasonlítottam össze az alsó-felső összehasonlításból származó függvényértékek mediánjaival, nemparaméteres tesztet felhasználva.

2.5.3. NEM TÉRMINTÁZATI (TEXTURÁLIS) ANALÍZISEK

A kísérleti elrendezésben 8 mintavételi hely volt: két ismétlés \times két szint a legeltetési kezelésnél \times két szint a kitétségnél. A kétutas varianciaanalízisben a faktorokat "fixed effects"-ként kezeltem, a megfelelő szabadsági fokok: kitétség 1 df, legelés 1df, error 76 df, a minták összevonása miatt, melyet a mintavételi hatékonyság növelése érdekében kellett elvégezni (minden szomszédos tíz csapda lett összevonva, lásd. Eredmények fejezet).

2.5.4. FAJÖSSZETÉTEL

A fajkompozíciót kétféle módon is becsültem: A különböző mintapárokból számított Jaccard függvény értékeit többdimenziós skálázással ábrázoltam, a komparatív

függvényértékeket a SYN-TAX (1996) programmal számoltam ki, majd a Statistica programmal ábrázoltam. A másik módszer szerint ugyancsak a Jaccard függvényeket használtam fel olyan módon, hogy a null-hipotézisnek megfelelően a kezeléseken belüli és a kezelések közötti mintapárok mediánjait hasonlítottam össze.

A kezelések hatását a fajösszetételre, –már figyelembe véve az abundanciaértékeket is– permutációs teszttel ellenőriztem, a multiresponse permutation procedures (MRPP) analízist a Blossom program felhasználásával (Slauson és mtsai. 1994, Manly 1991, Biondini és mtsai. 1988). Ez az analízis az Euclideszi távolságokat hasonlítja össze, ahol is a nullhipotézisnek megfelelően az egyes csoportokhoz tartozó objektumpárok átlagos Euclideszi távolságaiból egy Delta próbastatisztikát számol –ez az átlagos Euclideszi távolság a relatív csoportmérettel súlyozva– majd az objektumokat (mintavételi pontokat) szabadon permutálva a csoportok között a próbastatisztika szignifikanciáját adja meg.

A közösségi paraméterek közül az egyenletességet és a fajszámot használtam még. Az egyenletességet a Shannon–Wiener e alapú logaritmusú függvényéből számoltam (Zar 1995, 39. oldal). A telítési becsült fajszámot a már leírt módon számítottam, a kezelések hatását a megfelelő nullhipotézis modellje szerint illesztett fajtelítődési függvény reziduálisainak összehasonlításával, χ^2 próbával teszteltem.

2.5.5. TÉRMINTÁZATANALÍZIS

Ennél az elemzésnél az egyes Collembola fajok asszociáltsági viszonyait, illetve a teljes közösség diverzitási értékeit információstatisztikai függvényekkel elemeztem különböző térléptékeknél (Juhász-Nagy 1972a,b 1973). Ezek az információstatisztikai függvények mind a teljes közösségre, mind részhalmazaira alkalmazhatóak: flórális, vagy fajkombinációs diverzitás, mely a fajkombinációk entrópiáját becsüli a Shannon Wiener függvénnyel (Zar 1995, 37. oldal), (matematikailag azonos az illesztéseknél használatos G–teszt próbastatisztikájával, ez ugyanis szintén az eloszlás entrópiáját méri, Sokal és Rohlf 1995, 686 oldal). Miután az információstatisztikai függvények additívek lehetnek, lehetőség van közösség részhalmazainak, "koalícióinak" vizsgálatára –szigorúan együtt-előfordulásról van szó, nem ökológiai koalícióról–. Ez azért előnyös, mert nemcsak páros asszociációkat lehet vizsgálni, hanem fajcsoportokat is. Így tehát nemcsak a teljes közösség asszociáltságát lehet mérni, de azok részhalmazait is. Az információelméletben igazolt az, hogy a teljes halmaz fajkombinációin mért entrópia megegyezik a részhalmazokon mért entrópia és azok asszociáltsága entrópiájának különbségével, azaz: a {populációkon mért entrópia} – {az

asszociáltság entrópiája} = {fajkombinációs diverzitás} (teljes közösség fajkombinációkon mért entrópiája). A Juhász–Nagy által kifejlesztett információstatisztikai términtázatelemzésnél a függvények úgy módosulnak, hogy az egyes térléptékeknél nemcsak az előfordulásból származó entrópiát méri, hanem az elő nem fordulásból származó entrópiát is, kivonva az előzőből. Ebből az következik, hogy ha a térléptéket növeljük, akkor a függvényértékeknek elvileg lesz maximumértéke, amely a legnagyobb információnövekedést jelenti. –az információelméletben két entrópia különbsége jelenti az információt–. Ezzel a skálaponttal jellemezhető a térbeli változatossága a közösségnek, illetve ennek megváltozása térbeli homogenizálódás, vagy heterogenizálódásra utal. A térbeli skálázás plotonként 100 csapdából történő másodlagos mintavétellel történt. A másodlagos mintavétel azt jelenti, hogy minden egyes térsorozati lépésben meghatározott számú elsődleges mintavételi egység összevonása történik meg. Esetünkben ez az összevonás szabályos volt, vagyis az egymás melletti mintaegységek adatai kerülnek szisztematikus összevonásra. 16 térsorozati lépést hajtottam végre, a legnagyobb térléptéknél 25 csapda adatai összegződtek.

A különböző információstatisztikai függvényértékeket mindig valamilyen null modellhez hasonlítottam. A null modell itt azt jelenti, hogy az eredeti mintavételi pontokat valamilyen módszer szerint randomizáljuk. Három randomizációs eljárást alkalmaztam:

- (1) teljes randomizáció: itt az elsődleges mintának megfelelő gyakoriságok szerint kerülnek be a fajok, de az összes mintából véletlenszerűen, azonos valószínűséggel (Diggle 1983);
- (2) véletlen eltolás: az elsődleges mintát véletlenszerű távolságra mintegy elcsúsztatjuk, ekkor a terepi diszpergáltságok teljes egészében megmaradnak, az ettől a nullmodelltől való eltérés erős asszociáltságra utal (Palmer és van der Maaler 1995);
- (3) véletlen migráció: ez a nullmodell figyelembe veszi a talajcsapdás mintavétel korlátaiból származó szisztematikus hibát (lásd következő bekezdés).

A nullmodelltől való szignifikáns eltérés tesztelése a randomizációk ismétléseinek felhasználásával történt, Roxbough és Matsuki (1999) módszere alapján. Az információstatisztikai términtázatelemzéshez az INFOTHEM programot használtam fel (Horváth 1998).

Az ugróvillások diszperziójából felmerülő metodológiai problémát két oldalról közelítettem meg:

- (1) Olyan nullmodellhez hasonlítottam a terepi információstatisztikai függvényértékeket, amely figyelembe veszi a diszperziós mozgás nagyságát. Ennél a véletlen migráció nullmodelnél az egyedek véletlenszerűen kerülnek be a másodlagos mintába, de az eredeti közelében, tehát maximum néhány csapda távolságra juthatnak el, és ezekbe a

csapdába a normáeloszlásnak megfelelő valószínűséggel kerülhetnek be. A maximális diszperziós távolságot fajonként lehet beállítani. Ezután megvizsgáltam, hogy terepi függvényérték eltérése a teljes randomizációs nulmodelltől (továbbiakban függvénydifferencia) különbözik-e szignifikánsan a migrációs modell alatt kapott függvényérték és a teljes randomizált függvényérték különbségétől (tehát a migrációs modell függvénydifferenciájától). A migrációs modell, nagyon "erős", azaz kevésbé tér el a terepi mintázattól.

A felhasznált információstatisztikai függvények prezencia/abszencia értékkészletűek. Ez "hátrány" lehet akkor, ha a legkisebb térrészben is "sok" faj egyede fordul elő, azaz az asszociáltság már magas. Ekkor a függvénynek nem lesz maximuma (lásd. Horváth és Dombos 1999). Ezt a mintavételből származó hibát úgy kerültem el, hogy az egyedszámokból úgy készítettem 1/0 adatokat, hogy súlyoztam az átlaggal, tehát az átlagnál magasabb kapott 1 értéket. Vizsgáltam azt, hogy az adott hipotézis modelljének megfelelő eredmény hogyan függött attól, hogy hol választom meg a egyedszámokkal való súlyozás küszöbét.

(2) Az ugróvillások területhasználatáról, diszperziós mozgásukról irodalmi adatokat gyűjtöttem, ami alapján a migrációs random referencia szélsőértékeit beállítottam, illetve előzetes "pilot" kísérletet végeztem ennek mérésére. (lásd e fejezet utolsó bekezdését)

2.6. A NÖVÉNYZET ÉS AZ UGRÓVILLÁSOK KÖZÖTTI TÉRBELI KAPCSOLATOK

A növényzet fajösszetételét és borítási értékeit mind a mikrokvadrátos mind a nagyobb (2x2 m) cönológiai felvételekből számoltam. Az egyes növényfajok néhány ökofiziológiai tulajdonságát az USA mezőgazdasági minisztériumának (USDA Plants database, 1999). és az UCPE (Unit of Comparative Plant Ecology) adatbázisaiból, illetve, az alábbi cikkekből gyűjtöttem össze

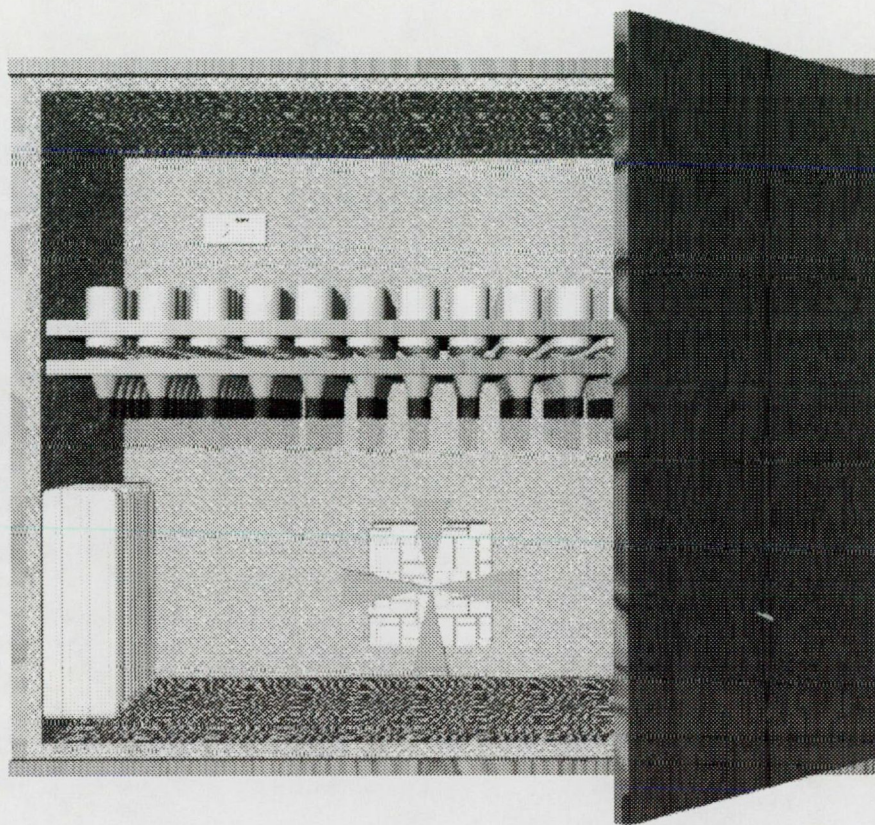
(1) C/N arány, növekedési forma, növekedési mód, levél tartósság, élettartam, magasság (USDA adatbázis), dekompozíciós ráta (Cornelissen 1996, 1999) Journal of Ecology adatbázisából;

(2) C/N arány (Thomson és mtsai. 1997).

A szén/nitrogén arány fajonként ordinális skálán, három szinten volt megadva. Ezek átlagát számítottam csapdaterületenként (20x20 cm), majd a kapott paraméter normalitását teszteltem. E változót, mint kovariáns változót vontam be az analízisbe, és többváltozós kovariancia-analízissel teszteltem a Collembola fajcsoportok és a növényzet C/N tartalma közötti kapcsolatok erősségét és ennek változását a kezelések között.

2.7. AZ EUEDAFIKUS FAUNA MINTAVÉTELEZÉSÉRE HASZNÁLT FUTTATÓ BERENDEZÉS HATÉKONYSÁGÁNAK TESZTELÉSE

2.7.1. A FUTTATÓ TECHNIKAI LEÍRÁSA



1. Ábra A Tullgren típusú futtató berendezés képe szemből.

A Tullgren típusú futtató berendezés egy $1,5 \text{ m}^2$ alapterületű szekrényből áll, amely belülről hőszigetelt (1. ábra). Vízszintesen két térre van osztva, a felsőt fűteni, az alsót hűteni lehet. A két szint között helyezkednek el a minták, hőszigetelt polcon. Az öt cm átmérőjű és nyolc cm magas mintatartókkal egyenként 137 cm^3 talaj kifuttatása lehetséges. A mintatartók alján 1mm-es hálórácsos fémháló van, ezalatt két egymással nem átfedően elhelyezett lyukacsos korong van elhelyezve annak érdekében, hogy a kiszáradó föld ne szennyezze a mintákat. A mintatartó polc alatt egy másik polc van felszerelve, amely a levándorló mikroartropódák befogását szolgálja. Ez egy 5cm átmérőjű tölcser, alsó átmérője 2,1 cm, ide van illesztve az alkoholos fiola, amelynél így az alkohol párolgásából származó problémák csökkennek. Fontos, hogy minden illesztés akadálymentes legyen, mert ellenkező esetben csökkenhet a hatékonyság (Merchant és Crossley 1970). A fűtést egy 150 W-os infralámpa végzi, $0,2 \text{ C}^\circ$ -os pontosságú termosztáttal szabályozva. A lámpa közvetlen sugárzását egy

szigetelt lemez tompítja. A hűtést egy hűtőszekrényekben alakalmazott hűtőszervezet végzi, 5 C°-ra beállítva. A fűtés menetét, így a futtatást a termosztáttal lehet szabályozni. Egy futtatás alatt összesen 225 mintát lehet kifuttatni.

2.7.2. A FUTTATÓ HATÉKONYSÁGÁNAK (PONTOSSÁGÁNAK) TESZTELÉSE KÜLÖNBÖZŐ HŐMÉRSÉKLETI GRADIENSEKNÉL

A futtatás hatékonyságát ismert (talajmintánként 20 egyed) *Folsomia candida* egyed kifuttatásával becsültem, előzőleg -20 C°-on defaunált talajból (Bengtsson és mtsai. 1994). 100 talajmintát állítottam be és naponta számoltam az újabb fogott egyedeket. Azt is teszteltem, hogy a polcok különböző sarkaiban, illetve közepén különbözik-e a hatékonyság, illetve megbízhatóság, amely a fűtő ill. hűtőrendszer homogén működése szempontjából fontos a szekrény különböző térrészeiben. A polcok négy sarkában 4 mintacsoportot jelöltem ki, ugyanígy a tálca közepén.

Két típusú futtatást végeztem el, az elsőnél 20 C°-ról indult és a következő két napon 5 C°-al növeltem a hőmérsékletet, majd további 3 napon keresztül ez a hőmérséklet volt beállítva. A másodiknál közvetlenül 30 C°-ról indult a futtatás. Mindkét futtatásnál naponta elkülönítettem a kifuttatott anyagot. Folyamatosan mértem a hőmérsékletet a hűtött és fűtött részben egyaránt, illetve naponta a talajnedvességet.

2.8. AZ RB JELÖLÉS MEGBÍZHATÓSÁGÁNAK TESZTELÉSE

A terepen végrehajtható jelölés–visszafogással történő diszperzió méréséhez először szükséges volt a jelölési technika alkalmazhatóságának tesztelése ugróvillásokon. Erre külön kísérletet terveztem, amelyben a rubídiummal történő elemi jelölést alkalmaztam a *Folsomia candida* euedafikus fajon. E kísérlet célkitűzései a következők voltak:

- (1) a jelöléshez szükséges Rb dózis meghatározása;
- (2) az esetlegesen felmerülő szubletális hatások becslése;
- (3) a rubídium időbeli eliminációjának mérése, miután terepen ez az egyik leginkább korlátozó faktor;
- (4) a keresztszennyeződés fokának megmérése, ez erős szisztematikus hibát rejt magában, miután a terepi gyűjtésnél a jelölt és jelöletlen egyedek csak egy oldatban;

2.8.1. TESZT ÁLLATOK

A *Folsomia candida* (Willem) laboratóriumi körülmények között nevelt egyedeit 18 ± 1 °C-on 12/12 órás megvilágítás alatt aktív szénnek kezelt gipszen tartottuk az ISO teszt-protokoljának megfelelő módon (No. 7. ISO 1994). Az állatokat sütőésztőn neveltük, melyek a táplálék adagolásán keresztül szinkronizálva voltak. Minden kísérletben egy hetes állatokat használtunk föl, amelyet az öreg állatok elkülönítésével oldottunk meg.

2.8.2. KÉMIAI ANALÍZIS

Tartósító anyagként glicerint használtunk, miután magas a sűrűsége, így a keresztszennyeződés valószínűsége csökken. Az egyedeket desztillált–deionizált vízzel mostuk le, majd Eppendorfer csőbe helyeztük és 40°C alatt szárítottuk egy éjszakán keresztül. 25 mikroliter tömény salétromsavat adtunk hozzá, majd a zárt csőben ismét 40°C alatt szárítottuk egy éjszakán át. Az analízis előtt 50 mikroliter desztillált–deionizált vizet adtunk hozzá, amellyel 100 mikroliter lett a végtérfogat, az elpárolgott folyadékmennyiséget nem vettem tekintetbe. A rubídium tartalom Varian Spectra AA 250 típusú atomabszorpciós spektrofotométerrel határoztuk meg.

2.8.3. KÍSÉRLETI ELRENDEZÉSEK

(1) A nominális Rb koncentráció meghatározása

1.2, 12.2, 120.9 $\mu\text{gRb/g}$ száraz élesztő rubídiumot választottam nominális koncentrációknak, az állatokat hetente egyszer etettük egy hónapon keresztül. 20 véletlenül kiválasztott egyed Rb tartalmát analizáltuk minden nominális koncentrációnál.

(2) Rb hatása a növekedésre

1.2, 12.2, 120.9 $\mu\text{gRb/g}$ száraz élesztő rubídiumos kezelést használtuk annak vizsgálatára, hogy a jelölésnek van-e szubletális hatása az ugróvillásokra, így azok növekedésére. A kísérleti hibák csökkentésére három különböző téglyben tartottuk a vizsgálandó egyedeket, minden kezelési szinten, ezekből hetente vettünk mintát, kezelésenként 20 egyed ismétlésben, két hónapon keresztül. A testhosszat binokuláris mikroszkóppal mértük.

(3) Rb időbeli eliminációja

Két csoportot alakítottunk ki, az egyikben táplálékfölösleg volt (0.2 gr élesztő/hét/tégely), a másik csoport csak a kísérlet elején kapott táplálékot. Kb. 20 egyedét analizáltam 5–6 naponta. Az egyedeket 6 $\mu\text{gRb/g}$ száraz élesztő rubídiumon tartottuk a kísérlet megkezdése előtt egy hónapig, miután az előzőek alapján ez látszott a legalkalmasabb nominális koncentrációnak.

(4) Kereszt–szennyeződés

6 $\mu\text{gRb/g}$ száraz élesztő rubídiummal kezelt jelölt és jelöletlen egyedeket kevertünk össze a következő arányokban: 10:0, 10:19, 5:15, 15:5, 1:19, 1:10 (jelölt és jelöletlen egyedek száma). Azt vizsgáltuk, hogy a jelölt egyedek magasabb aránya torzítja-e a jelöletlen egyedek átlagos Rb szintjét, azaz a háttérszintet.

2.8.4. STATISZTIKAI ANALÍZIS

A minimális jelölt szintet Stimman (1974) után a háttér Rb szint átlaga plusz ennek háromszoros szórásaként állapítottam meg. Egyutas ANOVA-t használtam a jelölés megbízhatóságának vizsgálatánál, azaz a jelölt és kontrol csoportok Rb átlagai között.

A növekedési adatokat (testhossz) egyutas ANOVA-val, majd post-hoc összehasonlítással, Duncan's multiple range teszttel vizsgáltam. A növekedési rátákat Von Bertalanffy egyenlettel (Ricklefs 1967) számítottam: $W_t = (1-b \cdot e^{-k \cdot t})^3$, ahol W_t a testhossz aránya az aszimptotikus testhosszhoz képest. A növekedési görbék meredekségeinek összehasonlításához konverziós egyenletet használtam ($C_w = 4/9 \cdot \ln(1/(3 \cdot (1-W_t^{1/3})))$), amely után az egyenesek meredekségét t teszttel hasonlítottam össze (Sokal and Rohlf 1995).

A Rb időbeli eliminációjára negatív exponenciális függvényt illesztettem ($C_t = C_0 \cdot e^{-kt}$, ahol C_t és C_0 a rubídium koncentráció $t = 0$ és t időpontokban, ($\mu\text{g Rb/g}$ testsúly)). Teszteltem, hogy a k értékek függenek-e a kezeléstől, erre DT_{50} értékeket számítottam, amely paraméter a kezdeti koncentráció felére csökkenéséhez tartozó időt jelenti. A keresztszennyeződés vizsgálatánál nemparametrikus tesztet használtam.

2.9. A LEPIDOCYRTUS PARADOXUS (UZEL) EPEDAFIKUS UGRÓVILLÁS DISZPERZIÓJÁNAK LEÍRÁSA JELÖLÉS-VISSZAFOGÁSOS MÓDSZERREL "PILOT" VIZSGÁLATBAN

A mezőföldi legeltetett mintaterületen gyakori *Lepidocyrtus paradoxus* (Uzel) faj diszperzióját két 1 m²-es ploton vizsgáltuk (Kerepeczki 1998). A 2 völgyben 10*10 cm-es négyzetrács-háló elrendezésben kis méretű talajcsapdákat helyeztünk le, amelyek a rubídiummal jelölt állatok kirakása után két hétig befedett állapotban voltak, majd ezután két hétig gyűjtöttek. 200 illetve 400 jelölt egyedet helyeztünk ki a kvadrát közepére, majd a visszafogás után a jelölt egyedek száma alapján átlagos nettó elmozdulást számoltunk. Nemparaméteresen teszteltük, hogy a denzitásnak van-e hatása a nettó elmozdulás mediánjára.

3. EREDMÉNYEK

3.1. MINTAVÉTEL

3.1.1. Talajparaméterek

A legeltetés szignifikáns pozitív hatással volt a talaj foszfor tartalmára, 39 %-al emelkedett a P tartalom, a szignifikáns interakció értéke azt mutatta, hogy ez a hatás különböző volt a DNY-i és ÉK-i kitettségű oldalakon (3., 4. Táblázat). A kitettség nem befolyásolta szignifikánsan a P tartalmat. A nitrát tartalomban csak a kitettség tekintetében jelent meg szignifikáns különbség, az ÉK-i kitettségű oldalakon magasabb nitrát szint volt mérhető. A legeltetésnek nem volt hatása erre a paraméterre, a faktorok közötti interakció nem volt szignifikáns. A szervesanyag-tartalomra mindkét faktor szignifikáns hatással volt, az erősebb legeltetésnél 13 %-al csökkent a százalékos szervesanyag-tartalom, az ÉK-i oldalakon 16 %-al volt magasabb. Összességében magasabb tápanyagtartalom volt megfigyelhető a legeltetett területeken, illetve az ÉK-i kitettségű oldalakon (MANOVA: Rao's R (74, 3): Legeltetés: 26,5 ($P < 0,001$); Kitettség: 19,1 ($P < 0,001$); Interakció: 3,5 $P = 0,02$). A talaj fizikai tulajdonságaiban is különbségek jelentkeztek a kezelések hatására. A legeltetés – kis mértékben ugyan – de csökkentette a talajnedvességet, sokkal nagyobb hatása volt azonban a kitettségnek erre a talajparaméterre, az ÉK-i oldalakon négyszer magasabb volt a talajnedvesség, az interakció nem volt szignifikáns. A talaj kötöttsége a nedvességtartalom szerint változott, 11 %-al alacsonyabb volt a DNY-i oldalakon, azonban itt a legeltetésnek volt nagyobb hatása (18 %-os csökkenés). A penetrométerrel kapott relatív nedvességi értékeknél hasonló szignifikáns válaszokat kaptam, tehát magasabb legeltetési nyomásnál csökkent, illetve a DNY-i oldalakon alacsonyabb volt a talajnedvesség, azonban itt a legeltetésnek volt nagyobb hatása, nem a kitettségnek. A talaj tömörödöttségében egyik faktorra sem kaptam szignifikáns hatást.

3. Táblázat A talaj fizikai és kémiai tulajdonságainak átlagai a dél-nyugati és észak-keleti kitettségű völgyoldalak gyengén és erősen legelt löszgyepein

Kezelések		Talajnedvesség	Arany-féle kötöttség	P	Nitrát	Humusz	Tömörödöttség
Legelés	Kitettség	(%)	(%)	(mg/kg ⁻¹)	(mg/kg ⁻¹)	(%)	(%)
Gyenge	DNy	13.1 (2.9)	64.7 (6.4)	4.4 (0.9)	2.2 (0.4)	4.6 (0.9)	24.5 (5.4)
Gyenge	ÉK	19.5 (1.9)	72.9 (4.4)	6.0 (1.3)	2.6 (0.4)	6.4 (0.9)	19.7 (5.9)
Erős	DNy	11.6 (2.0)	53.9 (5.2)	7.4 (3.4)	2.5 (0.5)	4.4 (0.7)	22.2 (4.9)
Erős	ÉK	18.1 (2.9)	59.3 (3.7)	7.1 (1.1)	2.6 (0.2)	5.2 (0.6)	23.0 (5.2)

(DNy: Délnyugati, ÉK: Északkeleti kitettségű völgyoldalak; zárójelben: 1*szórás; mintaszámok n=10, ¹n = 15; ismétlések: 2 völgyoldalanként; tömörödöttség¹: meghatározva 3T-system típusú penetrométerrel, a talaj felső 30 cm-ében)

4. Táblázat A legelés és a kitettség hatása a talaj tulajdonságaira

Változók	Legelés		Kitettség		Leg. × Kit
	F _{1,76}	Kontraszt	F _{1,76}	Kontraszt	F _{1,76}
P	21.6 ***	EL > GYL	2.1 NS		5.4 *
Nitrát	1.9 NS		6.4 *	ÉK > DNY	1.8 NS
Humusz	18.5 ***	EL < GYL	54.6 ***	ÉK > DNY	9.8 **
Talajnedvesség	7.0 *	EL < GYL	135.1 ***	ÉK > DNY	0.0 NS
Arany-féle kötöttség	119.6 ***	EL < GYL	37.2 ***	ÉK > DNY	1.6 NS
	F _{1,56}		F _{1,56}		F _{1,56}
Tömörödöttség ¹	0.1 NS		2.1 NS		4.1 *

(*: P<0,5, **: P<0,01, ***: P<0,001; EL: erősen legelt, GYL: gyengén legelt, DNy: Délnyugati, ÉK: Északkeleti kitettségű völgyoldalak; a százalékos adatok: transzformáltak arcsin(\sqrt{x}))

3.1.2. AZ EPEDAFIKUS UGRÓVILLÁSOK MINTAVÉTELEZÉSE

A talajmintákkal és a kis talajcsapdákkal mintavételezett ugróvillások egyedszáma szignifikánsan különbözött és kevésbé korrelált egymással (Mann–Whitney U test: $Z = 23,8$ ($P < 0,001$); Spearman $R = 0,12$, ($P < 0,05$) $n_{1,2} = 400$). A fajszám szintén különbözött a két módszer között (Mann–Whitney U test: $Z = 24,1$ ($P < 0,001$); Spearman $R = -0,04$ NS., $n_{1,2} = 400$). A kis talajcsapdák és a talajminták adatait a továbbiakban összevontam. A kis talajcsapdák alsó és felső poharai között nem volt szignifikáns különbség a fogott fajszám tekintetében, azonban ugyanazon a csapdán belül nem volt szignifikáns hasonlóság a fajszámban (Mann–Whitney U test: $Z = 1,24$ NS.; Spearman $R = 0,22$ NS., $n_{1,2} = 400$). A fajkompozícióban azonban szignifikáns különbséget találtam az alsó és felső poharak között (Jaccard függvény értékei a felső–alsó¹, felső–felső² és az alsó–alsó³ poharakat összehasonlítva: median¹ = 0,75, median²⁺³ = 0,85, Mann–Whitney U test: $Z = 6,7$ ($P < 0,001$)).

Miután a kis és a nagy talajcsapdák a fogott egyedszámban magas korrelációt mutattak (Spearman $R = 0,78$, ($P < 0,001$), a további vizsgálatokban csak a kis talajcsapdák adatait elemeztem a magasabb mintaszámok miatt. A 95%-os telítődési fajszám eléréséhez szükséges mintaszámokban szignifikáns különbséget találtam a legelt és nem legelt területek között mind a délnyugati, mind az északkeleti oldalakon ($t_{95} = 5,2 (\pm 0,15SE)$ 6,42 ($\pm 0,2SE$), a délnyugati és 10,35 ($\pm 0,19SE$), 14,79 ($\pm 0,3SE$) az északkeleti oldalakon). A mintavételi hatékonyság – amely a mért terepi fajszám osztva az telítődési becsült fajszámmal, (Siemann 1998)– 0.48–0.55 között változott, ezért minden tíz csapda adatait összeadtam. Így a mintavételi hatékonyság 0.65–0.82-re növekedett, és az ismétlések száma tízre csökkent. A mintavételi hatékonyság függött a legeléstől (legelés: $F(1,76) = 20,7$, $P < 0,001$; kitettség: $F(1,76) = 6,2$, $P < 0,05$).). A szezonális különbségek magasak voltak, a teljes évi egyedszám 70%-át júniusban fogtam.

A mintaterületről 20 Collembola fajt mutattam ki (5. Táblázat). Az epedafikus faunából a szárazgyepekre jellemző *Orchesella* nem képviselőit nagy abundanciával találtam meg a kevésbé degradált területeken. Ezek közül az *Orchesella cincta* (Linneus, 1758.) Templeton, 1835) széles elterjedésű (holarktikus) faj, míg az *Orchesella albofasciata* Stach, 1960, Stach (1960) szerint podóliai xerotherm faunaelem, ukrainai, romániai és magyarországi előfordulása bizonyított, ahol lösz szakadópartokon is megtalálták. F. Janssens szerint Európa nyugatibb területein is előfordult. A *Orchesella multifasciata* (Stscherbakow, 1898), Kelet- illetve Közép-Európai xerotherm arid sztyepp-területeire jellemző, leggyakoribb a podóliai arid sztyeppéken (Stach 1960). Ukrajna, Lengyelország, Románia, Ausztria, Magyarország területeiről kimutatott, noha F. Janssens szerint e faj is előfordul nyugatabbra. E faj közeli rokona az Európában általánosan elterjedt *O. villosa*-nak (Geoffr.), azonban mind morfológiai, mind elterjedési különbségek vannak a két faj között. E fajt megtaláltam a Körös-Maros Nemzeti Park területein, a Blaskovits-pusztai löszgyepeken. Pillich 1927-ben a Mezőföldön, Simontornya környékén, a Belsőbárándi mintaterületektől 20 km-re találta meg (Stach, 1960). Az *Orchesella multifasciata* eddig elsősorban erdőterületekről volt ismert, magát a fajt a Kátpát-medencéből írták le. Az *Entomobrya* nem *E. lamuginosa* (Gmelin, 1788) faja szárazgyepek képviselője, az *E. handschini* Stach, 1922 pedig a degradált és a szikes gyekben sem ritka. A *Sminthuridae* családból 3 faj került elő; ezek közül a *Sminthurinus auleatus* (Lubbock, 1862) általánosan elterjedt a holarktikus régióban, a *Deuterosminthurus repandus* (Agren, 1906) szűkebb areájú, a *Sminthurus maculatus* (Tömösvary, 1883) Stach, 1920 pedig a Kárpát-medencében eddig csak egy területről leírt faj. A pikkelyekkel fedett *Lepidocyrtus*-ok a száraz, degradált helyeken jellemzőek, a *L. lamuginosa* (Gmelin, 1788) kivételével holarktikus elterjedésűek. A *Seirra domestica* (Nicolet, 1842) urbán és mezőgazdasági területek faja, mintaterületünk gyepeibe a környező szántóföldekről juthatott be, csak a legeltetett délnyugati kitettségű völgyoldalakon fordult elő.

A hemiedafikus *Isotoma viridis* (Bourlet, 1839) nedvesebb területek jellemző faja, a mintákban kevés egyedszámmal szerepelt.

Az euedafikus faunában két általánosan elterjedt fajt találtunk. A partenogenetikus *Folsomia candida* (Willem, 1902) erdőtalajokban is gyakori. A *Hypogastrura denticulata* (Bagnall, 1941) nedves gyekben gyakori lehet. A *Folsomia brevifurca* (Bagnall, 1949) és a *Schoettella inermis* Tullberg, 1871) ritkább előfordulású faj.

5. Táblázat A belsőbárándi mintaterületek Collembola-faunájának fajlistája.

epedafikus fauna	<i>Orchesella multifasciata</i> (Stscherbakow, 1898,) <i>Orchesella albofasciata</i> Stach, 1960 <i>Orchesella cincta</i> (Linncus, 1758) <i>Entomobrya lamuginosa</i> (Nicolet, 1842) <i>Entomobrya handschini</i> Stach, 1922 <i>Lepidocyrtus lamuginosus</i> (Gmelin, 1788) <i>Lepidocyrtus cyaneus</i> (Tullberg, 1871) <i>Lepidocyrtus paradoxus</i> (Uzel, 1890) <i>Lepidocyrtus curvicolis</i> (Bourlet, 1839) <i>Seirra domestica</i> (Nicolet, 1842) <i>Deuterosminthurus repandus</i> (Agren, 1906) <i>Sminthurus viridis</i> (Linncus, 1758) <i>Sminthurinus auleatus</i> (Lubbock, 1862) <i>Sminthurus maculatus</i> (Tömösvary, 1883)
hemiedafikus fauna	<i>Isotoma viridis</i> (Bourlet, 1839) <i>Onychiurus alborufescens</i> (Vogler, 1895)
euedafikus fauna	<i>Folsomia candida</i> (Willem, 1902) <i>Folsomia brevifurca</i> (Bagnall, 1949) <i>Hypogastrura denticulata</i> (Bagnall, 1941) <i>Schoettella inermis</i> (Tullberg, 1871)

3.3. A COLLEMBOLA KÖZÖSSÉG KEZELÉSEKRE ADOTT VÁLASZAI

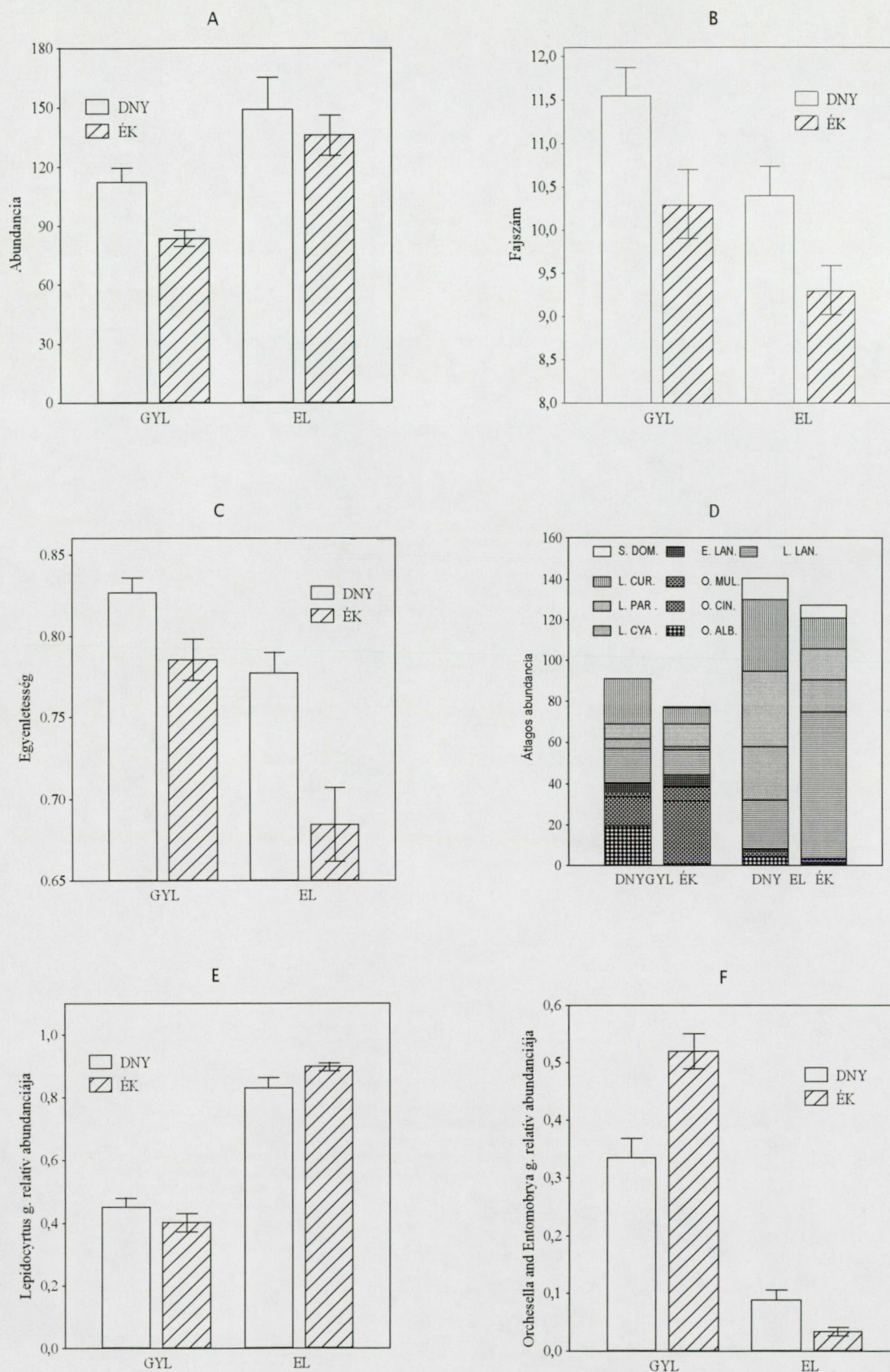
3.3.1. COLLEMBOLA EGYEDSZÁMOK

Az ugróvillások abundanciája 50 %-al magasabb volt erősebb legelési nyomásnál, miközben a kitettség nem volt szignifikáns hatással, az interakció szintén nem volt szignifikáns (2.A ábra, 6. Táblázat). A fajszámra mindkét faktor szignifikáns hatást gyakorolt, a legeltetéssel 11 %-al csökkent a fajszám, illetve az ÉK-i kitettségű oldalakon 12 %-al alacsonyabbnak adódott, szignifikáns interakció érték itt sem volt (2.B ábra, 6. Táblázat). Az egyenletesség szignifikánsan alacsonyabb volt az erősebben legelt területeken, illetve az ÉK-i kitettségű oldalakon szignifikánsan alacsonyabb volt, szignifikáns interakció nem volt a faktorok között (2.C ábra, 6. Táblázat). Az egyenletesség változásának háttere az 2.D ábrán látható, ahol a domináns fajok átlagos relatív abundanciái vannak jelölve. A legeltetés hatására a domináns fajok közül a *Lepidocyrtus* génusz néhány fajának relatív abundanciája (*L. lanuginosus* Gmelin, 1788, *L. paradoxus* (Uzel, 1890), *L. curvicolis* (Bourlet, 1839) 89 %-al megemelkedett a többi faj egyedszámának rovására. Az ÉK-i oldalakon kevesebb faj nagyobb relatív abundanciával szerepel a DNY-i oldalakhoz képest. Ha génusz-szinten hasonlítjuk össze a fajösszetételt akkor, látható, hogy a *Lepidocyrtus* génusz relatív abundanciája szignifikánsan emelkedett a legeltetéssel, szemben az *Orchesella* és *Entomobrya* génusszal, ahol a relatív abundancia 43 %-ról 5 % alá esett (6. Táblázat). A *Lepidocyrtus* génusz relatív abundanciájára nem volt szignifikáns hatással a kitettség, az *Orchesella* és *Entomobrya* génuszoknál 18%-al magasabb relatív abundancia értékeket mértem az ÉK-i oldalakon. Ez utóbbi csoportnál szignifikáns interakció érték volt a faktorok között, amit az ÉK-i oldalakon tapasztalt erősebb negatív hatás okozott.

6. Táblázat A Collembola közösség válaszai a legelésre és a kitettségre.

Változók	Legelés		Kitettség		Leg x Kit.
	F _{1, 78}	Kontraszt	F _{1, 78}	Kontraszt	F _{1, 78}
Abundancia	17,9 ***	EL > GYL	3,8 NS		0,6 NS
Fajszám	10,2 **	EL < GYL	12,2 ***	ÉK < DNY	0,05 NS
Egyenletesség	19,7 ***	EL < GYL	24,6 ***	ÉK < DY	2,9 NS
<i>Lepidocyrtus</i> génusz relatív abundanciája	254,8 ***	EL > GYL	0,1 NS		4,7 *
<i>Orchesella</i> and <i>Entomobrya</i> génuszok relatív abundanciája	225,9 ***	EL < GYL	7,1 **	ÉK > DNY	24,1 ***

(*: P<0,5, **: P<0,01, ***: P<0,001; EL: erősen legelt, GYL: gyengén legelt, . DNY: Délnyugati, ÉK: Északkeleti kitettségű völgyoldalak)



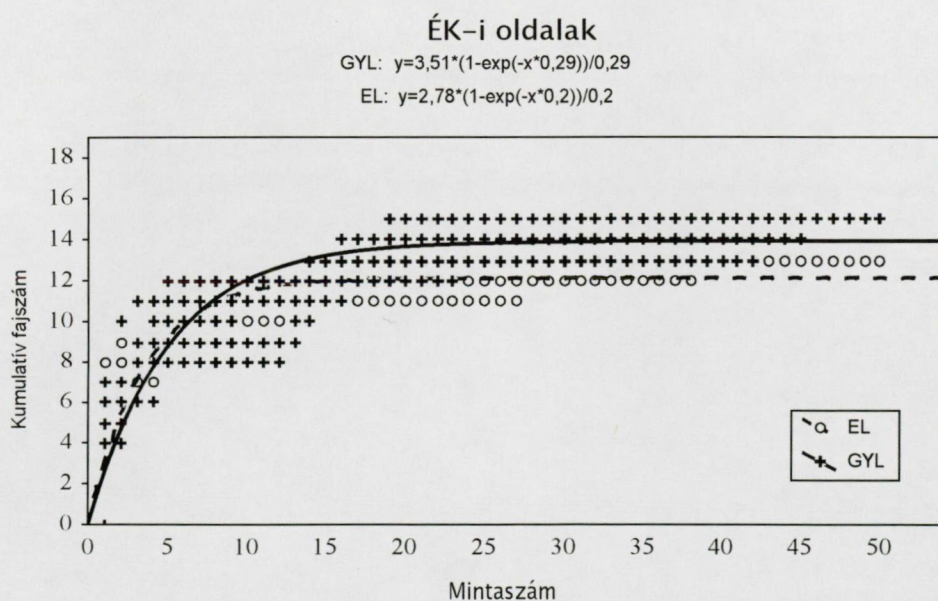
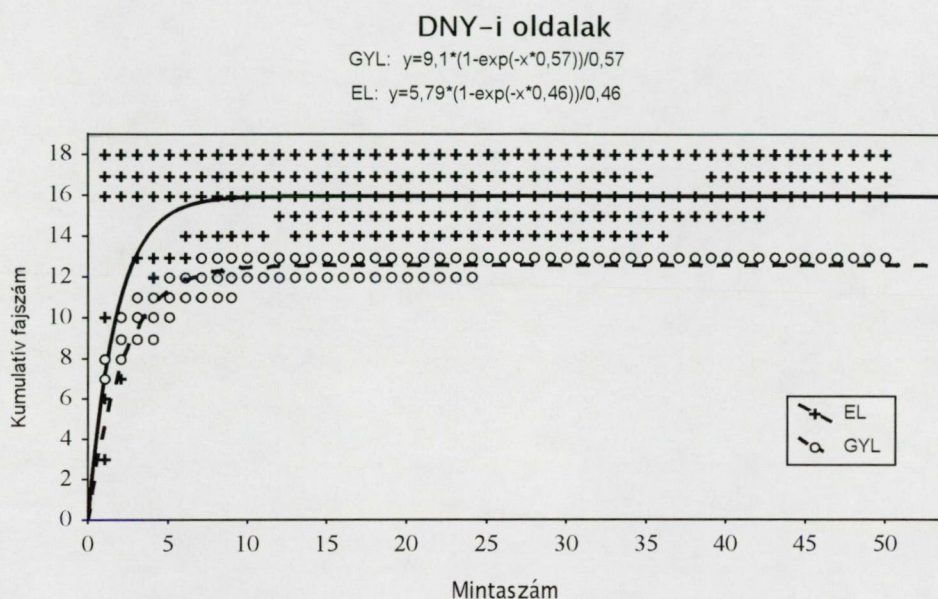
2. Ábra A legelés hatása az ugróvillásokra különböző tulajdonságaira az eltérő kitettségű völgyoldalakon (oszlop: átlag, karok: átlag hibája; EL: erősen legelt, GYL: gyengén legelt, DNY: Délnyugati, ÉK: Északkeleti kitettségű völgyoldalak)

2. Ábra folyt.

L. cur.: *Lepidocyrtus curvicolis*
 L. par.: *Lepidocyrtus paradoxus*
 L. cya.: *Lepidocyrtus cyaneus*
 L. lan.: *Lepidocyrtus lanuginosa*
 S. dom.: *Seirra domestica*

E. lan.: *Entomobrya lanuginosa*
 O. mul.: *Orchesella multifasciata*
 O. cin.: *Orchesella cincta*
 O. alb.: *Orchesella albofasciata*

A fajszám-telítődési görbék alapján becsült telítődési fajszámban szignifikáns különbség volt tapasztalható a legelt és nem legelt területek között mindkét kitettségi oldalakon (DNY oldalakon: R (telítődési fajszám, Soberon függvény $R=a/b$)=15,99 (gyengén legelt), 12,53 (erősen legelt; ÉK: R= 13,93 (gyengén legelt), 12,12 (erősen legelt)) (3. ábra)



3. Ábra A Collembola-fauna fajszám-telítődése az eltérő kitettségi oldalakon alacsony és magas legelési nyomás alatt. (y tengely: megtalált fajok száma; randomizáció száma: 100; illesztett függvény: Soberon és Lorente (1993); R^2 (DNYGYL) = 0,57, R^2 (DNYEL) = 0,65, R^2 (ÉNYGYL) = 0,72, R^2 (ÉNYEL) = 0,82)

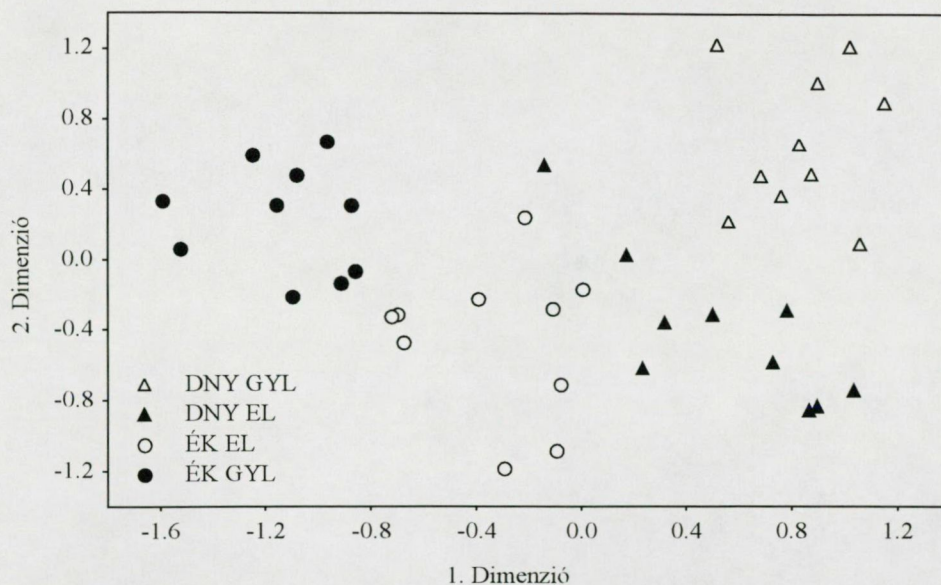
3.3.2. FAJÖSSZETÉTEL

A Jaccard függvények analízise azt mutatta, hogy mindkét kitétségű völgyoldalakon a fajösszetétel szignifikánsan hasonlóbb volt a legeltetett, illetve a nem legeltetett területek összehasonlításában, mint a legelt és nem legelt területek között, ami a legeltetés szignifikáns hatását jelenti a fajösszetételben (7. Táblázat). Ha a Jaccard függvénnyel kapott hasonlósági mátrixot sokdimenziós skálázás módszerével két dimenzióban ábrázoljuk, látható, hogy mind a kitétségnak, mind a legeltetésnek volt hatása a fajösszetételre (4. ábra). Ugyancsak ezt a mintázatot kaptam az ugróvillások abundancia viszonyait elemezve a kitétség és a legeltetés hatásai alatt. Euklideszi távolságokat permutálva az MRPP teszt szignifikáns különbséget mutatott mindkét faktor hatására (legeltetés: Kappa =15,7 (P<0,001); kitétség: Kappa =25,7 (P<0,001)). Az abundancia-viszonyok faktor-analízise megmutatta, hogy míg a legeltetés a közösséget a *Lepidocyrtus* génusz irányába tereli, addig a kitétségnak nem volt ilyen hatása a fajösszetételre (5. ábra).

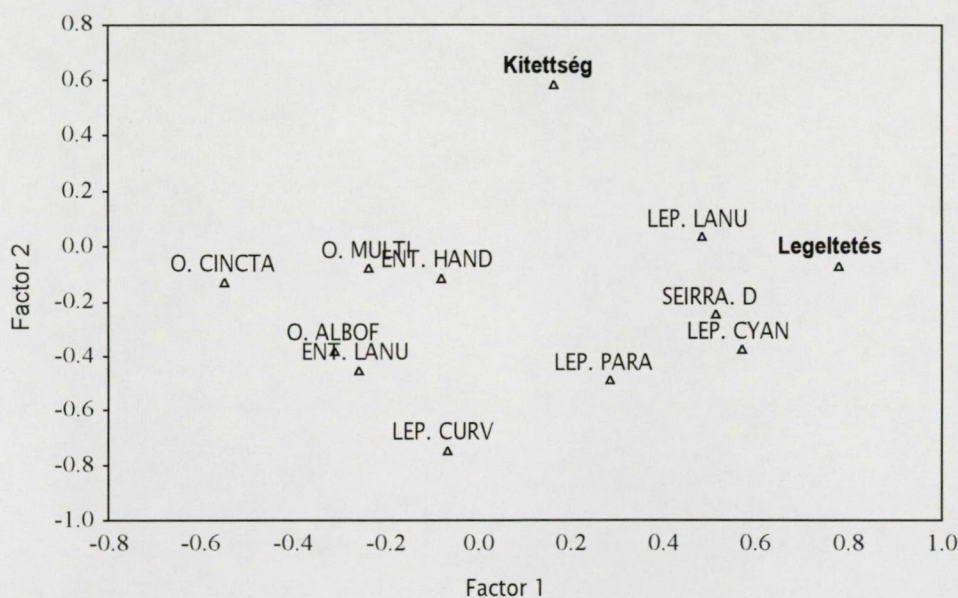
7. Táblázat A Collembola közösség fajösszetételének összehasonlításai a legelés és a kitétség kezelési szintjei között.

Összehasonlítás	Legelés			
	Kezelések között	Kezelésen belül	n _{1,2}	Különbség: Z ¹
DNY-DNY	0,44 (0,38 - 0,52)	0,36 (0,31 - 0,38)	150, 150	9,28***
ÉK-ÉK	0,49 (0,42 - 0,57)	0,37 (0,29 - 0,46)	118, 130	7,03***
DNY-ÉK	0,32 (0,28- 0,37)	0,36 (0,29 - 0,42)	190, 190	6,29***

(kezelések között: az erősen, illetve a gyengén legelt területek mintáinak összehasonlításából számított Jaccard függvényértékek mediánja; Kezelésen belül: a mintaterületeken belüli minták összehasonlításából kapott Jaccard függvény értékeinek mediánja; zárójelben: alsó és felső kvartilisek)



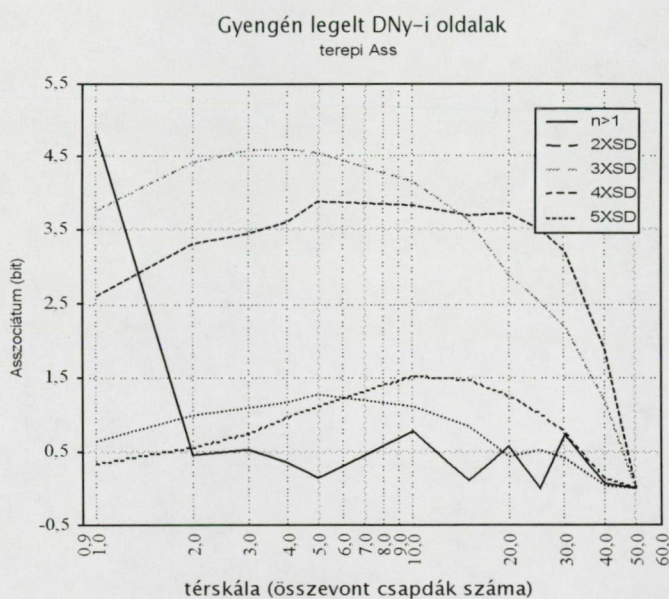
4. Ábra A Collembola közösség fajkompozíciójának változása a legelés és a kitettség két kezelési szintje között. (a fajkompozíció a Jaccard függvénnyel volt becslve, a kezelésekre kapott szignifikáns válaszokat lásd 7. Táblázat, ill. az MRPP analízis p értékeinél)



5. Ábra A Collembola közösség abundanciális viszonyainak változása a legeltetés és a kitettség két kezelési szintje között. (faktor analízis, fajok rövidítéseit lásd 2. ábra)

3.4. TÉRMINTÁZATANALÍZIS

Az elsődleges términtázati mintavétel adatai arányskálán mértem, amelyet az információstatisztikai elemzésnél 1/0 értékekre kell átalakítani. Amikor ezt a skálaváltást az egyedszámok alapján $n>1$ szerint végeztem el (6. ábra), akkor a szünkrétikus függvényértékekre nem kaptam maximumot a térskálán. Ha azonban az egyedszámok szórása szerint (2,3,4,5*SD) skáláztam a különböző függvényeket volt maximuma a grafikonokon. A továbbiakban a kétszeres szórás alapján transzformált adatokat használtam, miután az asszociátum értékei itt voltak a legmagasabbak és mindhárom szünkrétikus modellnél volt maximumpont.



6. Ábra A szünkrétikus információstatisztikai függvények egyedszámok alapján történt beskálázása. ($n<1$: 1 értéket a kaptak a 0-nál nagyobb egyedszámú minták, $2*SD$: az egyedszámok szórásának kétszeresénél magasabb minták kaptak 1 értéket stb.;

A szünkrétikus modellek alapján a Collembola közösség szerkezete eltér a különböző kitettségű oldalakon (7. ábra). Mindhárom függvény értékei magasabbak a délnyugati kitettségű oldalakon, amelyet a nagyobb fajsza okozhatott. Látható, hogy általában a kitettségnek nagyobb hatása volt a függvényértékekre, mint a legeltetésnek. Mindhárom függvényérték maximumpontjai a DNY-i oldalakon a térskala alacsonyabb pontjára esett az északkeletihez képest, azaz a térbeli változatosság már kisebb térrészben maximalizálódott a DNY-i oldalakon. Az erősebben legelt területeken alacsonyabb térskala pontokon voltak a

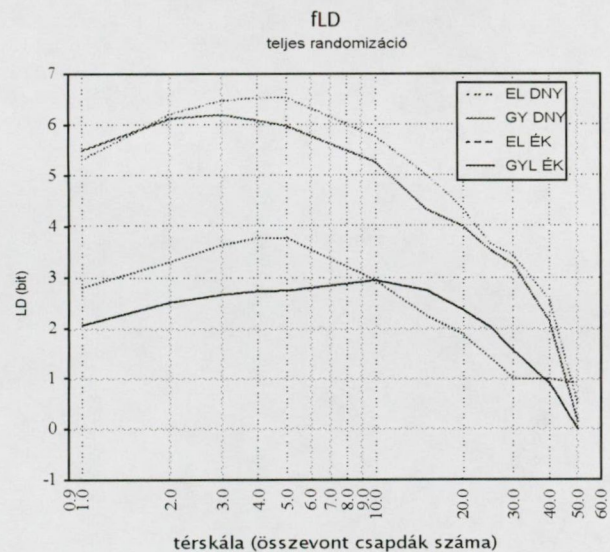
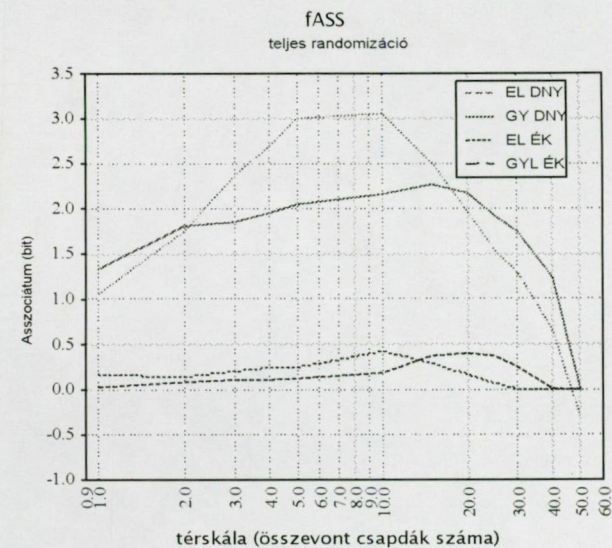
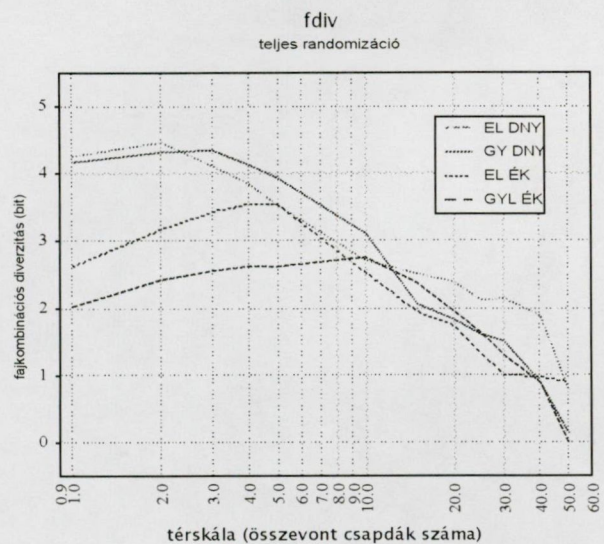
maximumértékek a gyengébben legelthez képest és a függvényértékek magasabb bitet értek el (7. ábra).

A délnyugati oldalakon a fajkombinációs diverzitás alacsonyabb értékeket vett fel a random mintázaténál, szemben az északkeleti oldalakkal, ahol nincs szignifikáns eltérés a véletlen mintázattól. Ez a gyakorisági adatokhoz képesti (texturális kényszerek) szerveződést jelenti a DNY-i oldalakon, azaz ott a fajok términtázata nem az abundanciájuk szerint alakult ki (8. ábra). Ugyanez a mintázat az asszociátum értékeiben is megmutatkozik, a DNY-i oldalakon magasabb terepi értékeket kaptam a randoméhoz képest, tehát térbeli koalíciók alakultak ki.

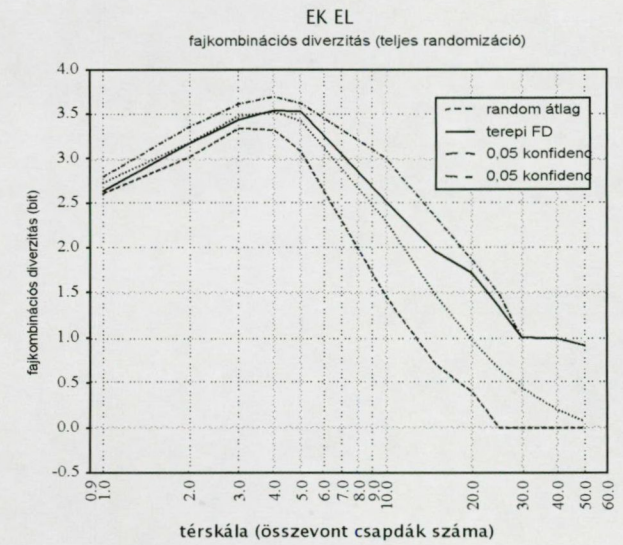
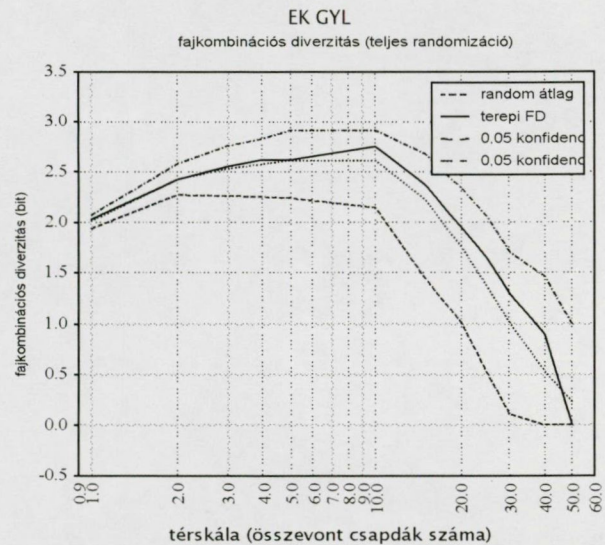
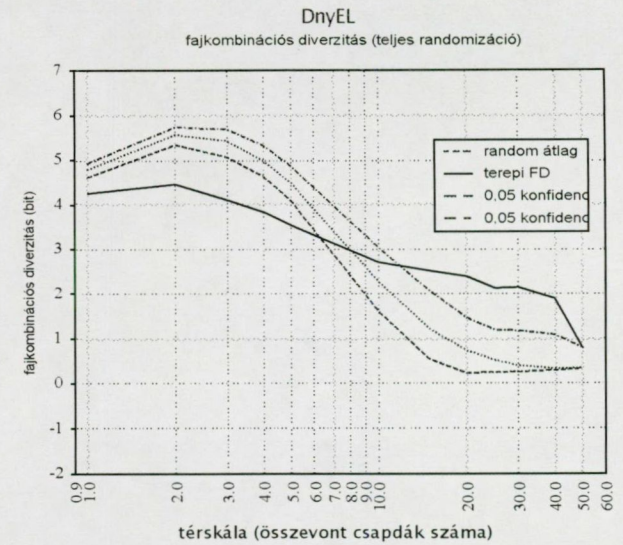
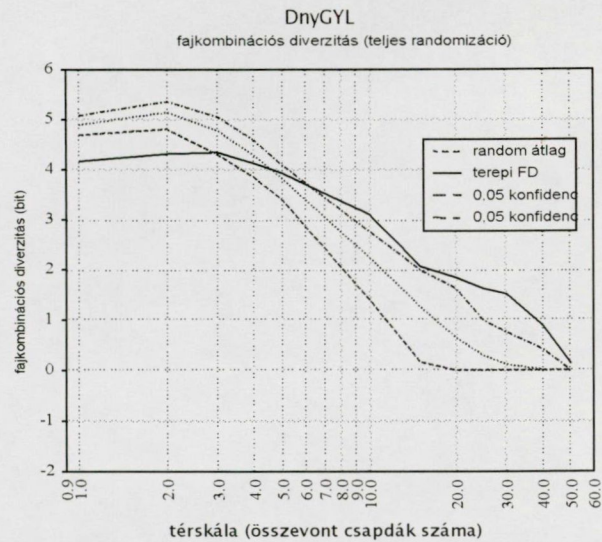
Az is látható, hogy a DNY-i oldalakon a gyengén legelt területeken kisebb volt a randomtól való eltérés az erősen legelt területekhez képest (8. ábra). Ez arra utal, hogy a térbeli koalíciók a legeltetés hatására alakultak ki.

E térbeli koalíciók szerkezetét plexus-gráfokkal jellemeztem (9. ábra). Látható, hogy míg a gyengén legelt DNY-i oldalakon nem lehet szétválasztani a pozitív és negatív térbeli korrelációk alapján a közösséget, egyedül a *Lepidocyrtus paradoxus* (Uzel) mutat minden más fajjal negatív kapcsolatot, addig az erősen legelt oldalakon két határozott térbeli koalíció alakult ki: *Lepidocyrtus paradoxus* (Uzel, 1890), *Lepidocyrtus lamuginosus* (Gmelin, 1788), *Lepidocyrtus curvicolis* (Bourlet, 1839), *Seirra domestica* (Nicolet, 1842); illetve a *Orchesella albofasciata* Stach, 1960 és a *Orchesella cincta* (Linncus, 1758). Nem lehet magyarázni az *Entomobrya lamuginosa* (Nicolet, 1842) térbeli mintázatát, mivel e faj az utóbbi koalícióval mutat pozitív asszociáltságot.

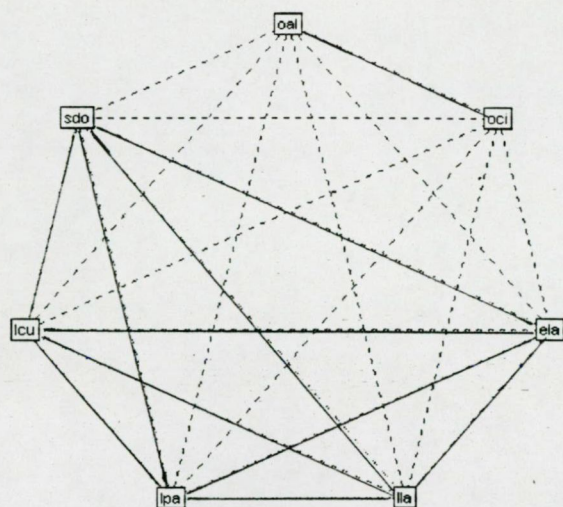
A *Lepidocyrtus* génusz térbeli diszpergáltsága a legeltetési nyomás növekedésével aggregáltabb lett, míg a *Orchesella* és *Entomobrya* génuszok aggregáltsága csökkent, amely összefüggésben áll az egyedszámokkal (10. ábra).



7. Ábra A szünkrétikus információstatistikai függvények változása a térskala mentén a legelés és a kitétség két kezelési szintjénél. (LD: lokális disztinktivitás, div: fajkombinációs diverzitás, Ass: assziátum, f: terepi értékek,)

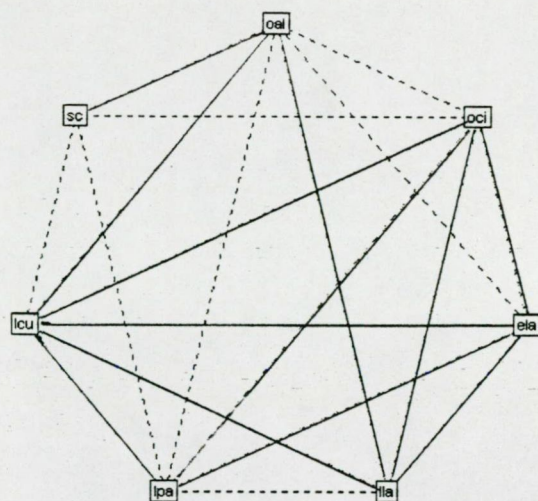


8. Ábra A fajkombinációs diverzitás random mintázattól való eltérése eltérő kitettségnél és különböző legelési nyomás alatt.



DNy-i oldal, erősen legelt területek
teljes randomizáció

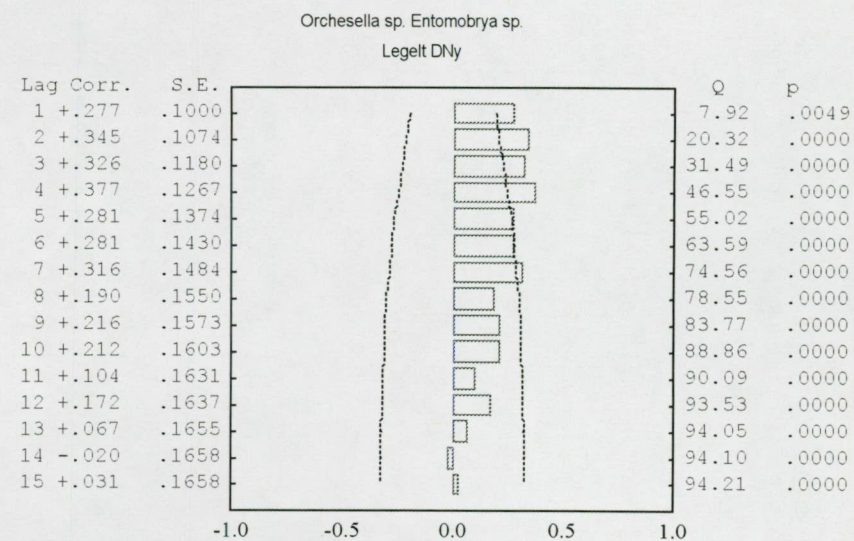
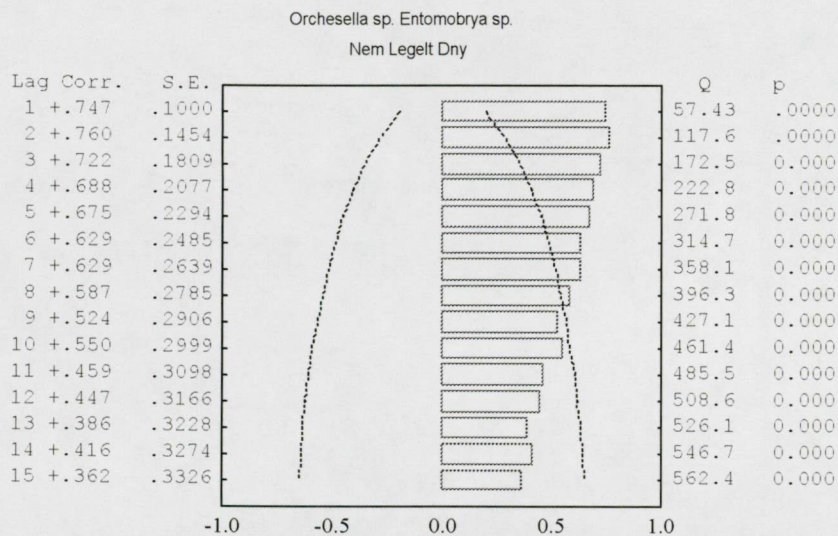
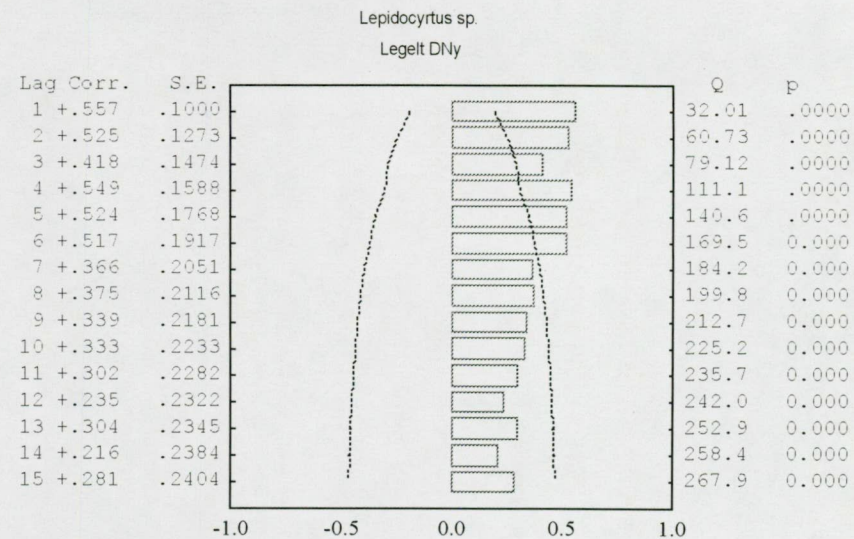
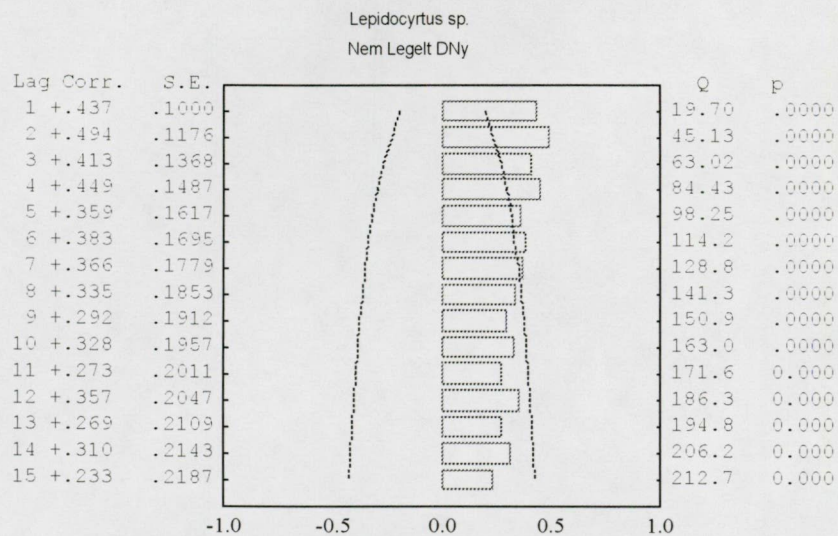
L. cu.: *Lepidocyrtus curvicolis*
 L. pa.: *Lepidocyrtus paradoxus*
 L. cy.: *Lepidocyrtus cyaneus*
 L. la.: *Lepidocyrtus lamuginosus*
 S. do.: *Seirra domestica*



DNy-i oldal, gyengén legelt területek
teljes randomizáció

E. la.: *Entomobrya lamuginosa*
 O. mu.: *Orchesella multifasciata*
 O. ci.: *Orchesella cincta*
 O. al.: *Orchesella albobfasciata*

9. Ábra Collembola fajok páros asszociáltságai plexus-gráfokba rendezve. folytonos vonal: $p < 0,05$ pozitív szignifikáns korreláció; szaggatott vonal: $p < 0,05$ negatív szignifikáns korreláció, teljes randomizációs modellt alkalmazva.



10. Ábra A *Lepidocyrtus* és az *Orchesella* és *Entomobrya* génuszok térbeli diszpergáltsága a kezelések szerint.

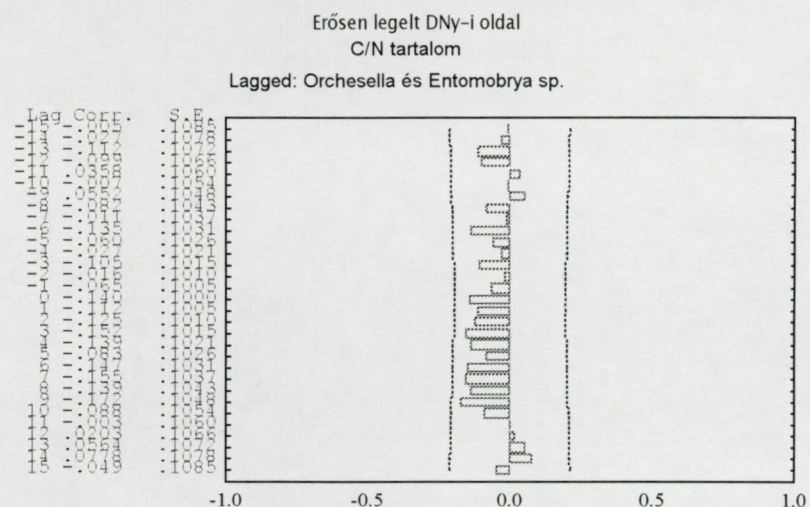
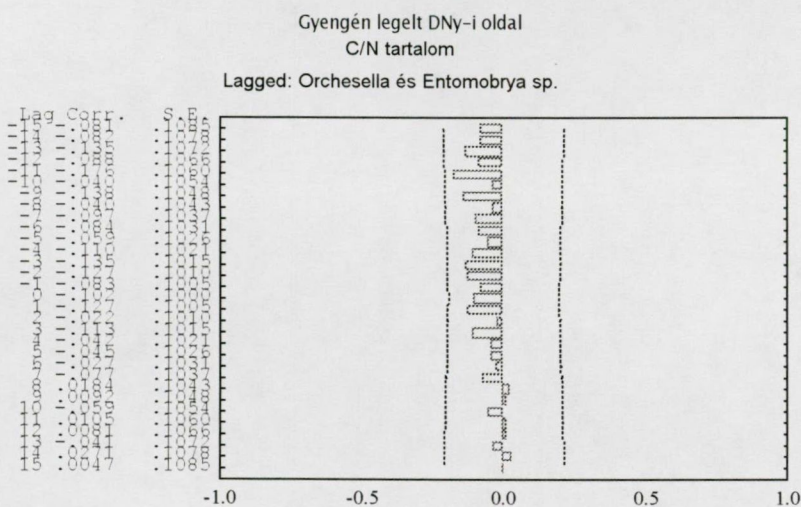
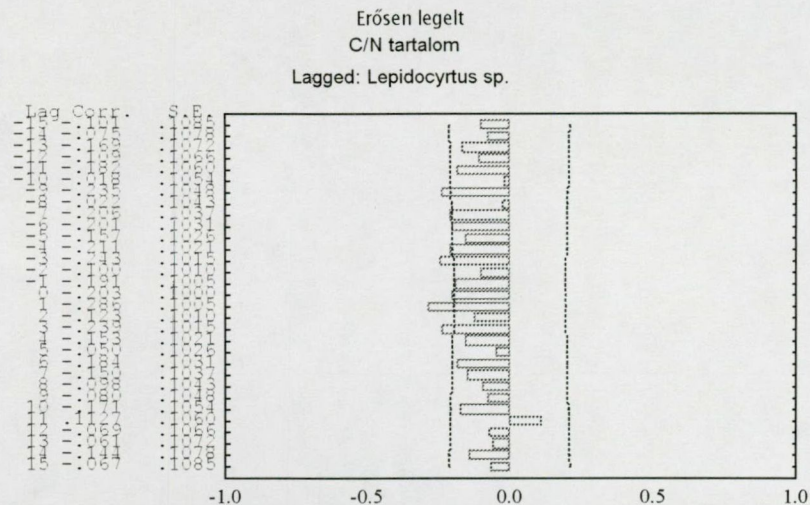
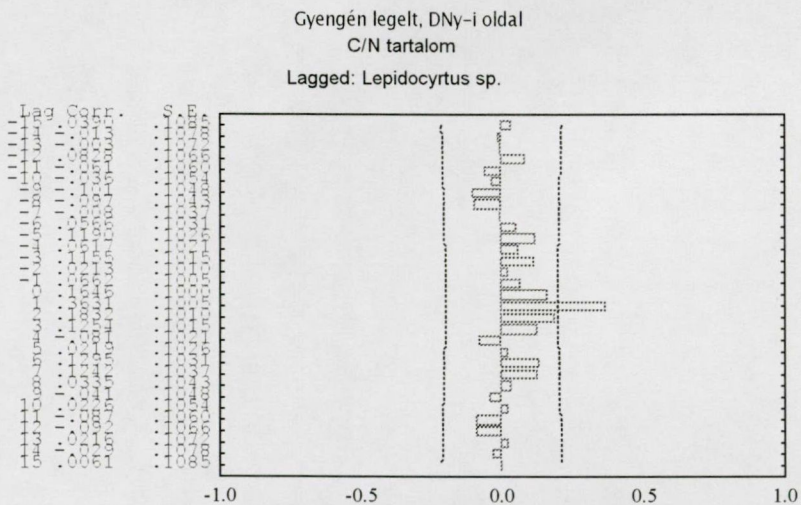
3.5. NÖVÉNY-COLLEMBOLA KAPCSOLAT

A *Lepidocyrtus* génusz térben negatív korrelációt mutatott a növények lebonthatóságát jellemző C/N értékekkel az erősen legeltetett területeken, ami azt mutatja, hogy a növényi anyagok lebonthatósága és e fajok térbeli diszpergáltsága között pozitív kapcsolat van. Ez a gyengén legelt területeken nem volt kimutatható. Az *Orchesella* és *Entomobrya* génuszok alacsonyabb kapcsolatot mutattak a C/N tartalommal, és a legeltetés hatására ez nem változott (11. ábra).

Ezek után a C/N tartalmat, mint kovariáns faktort használtam a *Lepidocyrtus* génuszra és az *Orchesella* és *Entomobrya* génuszokra gyakorolt hatásának elemzésénél (8. Táblázat). Látható, hogy ez utóbbi génusznál abszolút értékben 50 %-al alacsonyabb regressziós koefficienszt kaptunk, szemben a *Lepidocyrtus* génusszal, ahol -0,3 korrelációs koefficiens érték adódott.

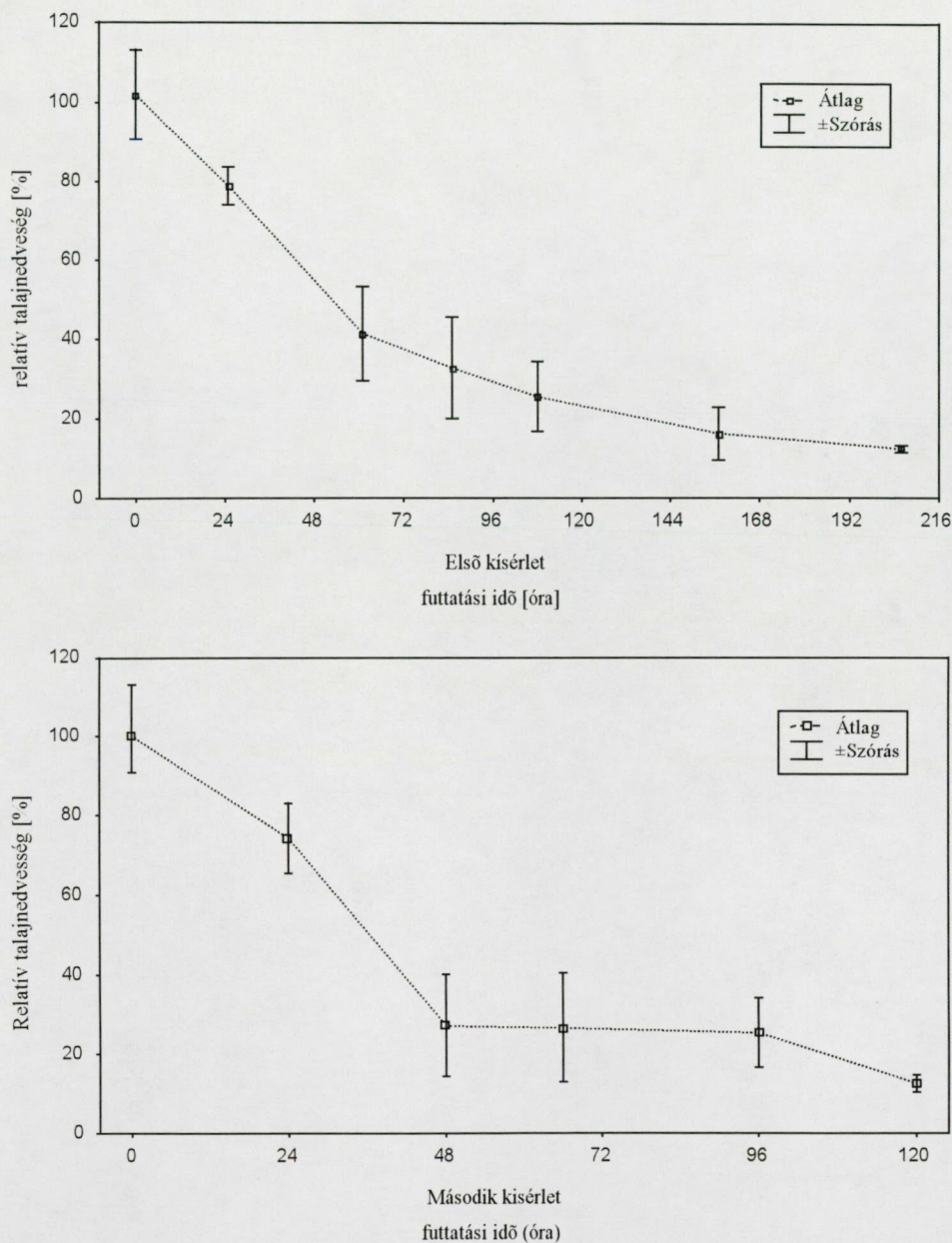
8. Táblázat A *Lepidocyrtus* spp. és az *Orchesella* és *Entomobrya* spp. és a növényi C/N értékek kapcsolata a legeltetés hatása alatt. (egyutas MANCOVA)

C/N átlag	B-súly	átlag hibája	béta	t(197)	p
<i>Orchesella</i> és <i>Ent.</i>	-.60	.24	-.18	-2.5	.012
<i>Lepidocyrtus</i> sp	-1.36	.27	-.34	-5.01	<.001
Wilks' Lambda =0,86 p<.0001					



11. Ábra A *Lepidocyrtus* sp. és az *Orchesella-Entomobrya* sp fajcsoportok egyedszámai és a növényzet C/N értéke közötti kapcsolat (térbeli kereszt-korreláció) a DNY-i oldalak

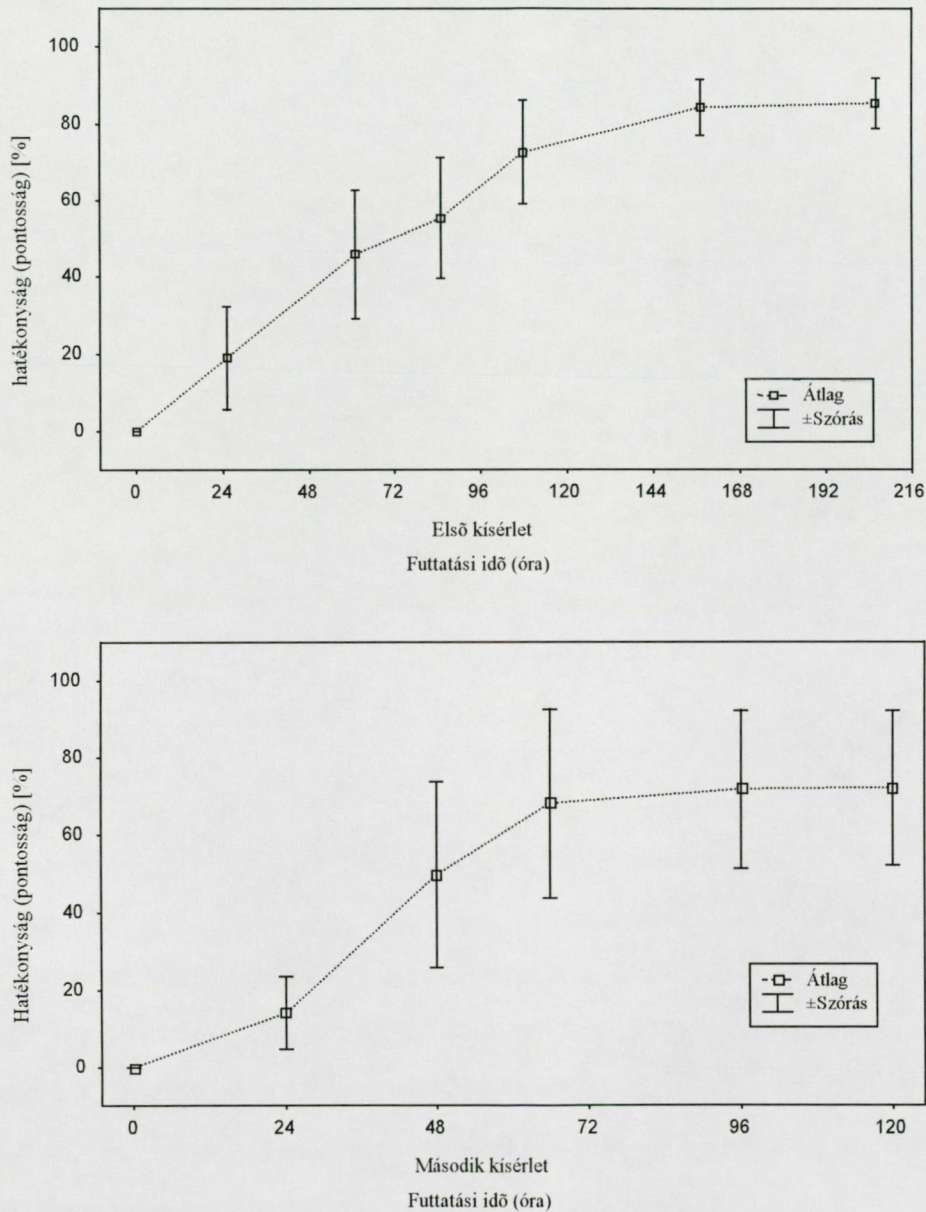
3.6. AZ EUEDAFIKUS UGRÓVILLÁSOK MINTAVÉTELEZÉSE, A FUTTATÁS HATEKONYSÁGA (PONTOSSÁG) ÉS MEGBÍZHATÓSÁGA



12. Ábra A talaj nedvességének változása a futtatás alatt (az 1. kísérletnél a hőmérséklet lassabban növekedett a másodikhoz képest)

A talaj nedvessége 47%-ról 6% alá esett a futtatás befejeztével. az első kísérletben a minták sokkal lassabban száradtak ki, összehasonlítva a másodikkal, ahol a talajnedvesség két nap után 30%-ra csökkent (12. ábra). A második kísérletben a nedvesség szórása nagyobb volt az elsőnél, ami arra utal, hogy a körülmények kevésbé voltak kontrolláltak.

Az első kísérletben az állatok 85.3%-át ($\pm 7,4$ SD), a másodikban 72,1%-át ($\pm 19,9$ SD) fogtam vissza. A második kísérletben a 70 óra után már nem növekedett a visszafogás aránya, ami azt mutatja, hogy az egyedek további hányada elpusztulhatott (13. ábra). A két futtatási procedúrát összehasonlítva látható, hogy az első –lassabb folyamatú– körülmények között nemcsak a futtatás hatékonysága különbözött szignifikánsan a másodikétól, azaz a mérés pontossága csökkent a második esetben ($F_{(1,40)} = 4,2$, $p < 0,05$), hanem a mérés megbízhatósága is jelentősen csökkent a második procedúránál, miután az átlag hibája alacsonyabb volt.



13. Ábra A futtató hatékonyságának (pontosságának) változása a futtatás alatt, két hőmérsékleti gradienst alkalmazva.

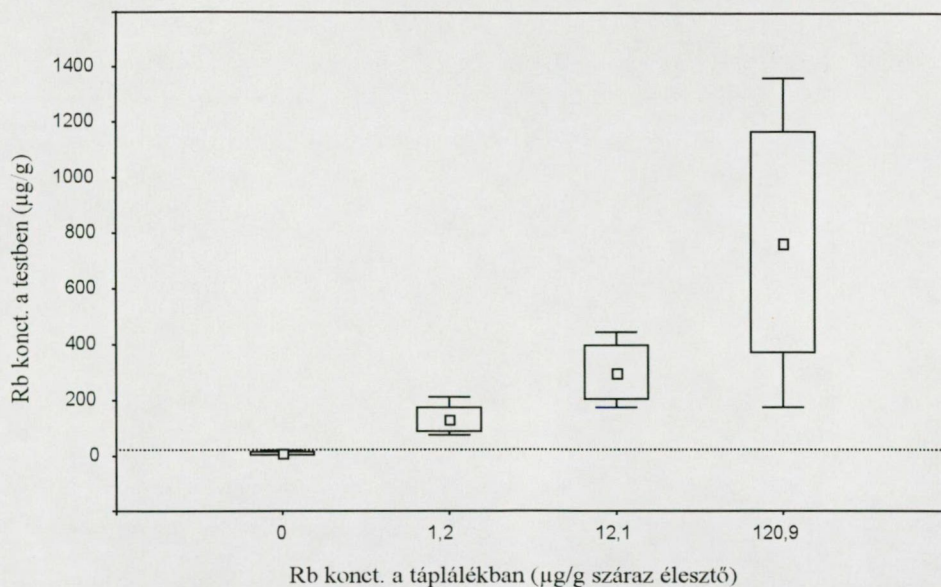
A futtató szerkezetéből következő szisztematikus hiba vizsgálatára a futtató tálcájának öt különböző területén (a sarkokon és közepen) elhelyezkedő mintacsoportok hatékonyságának átlagait összehasonlítva megállapíthatjuk, hogy az első futtatás során a csoportok között kisebb volt a különbség, mint a másodiknál, noha a varianciaanalízis csak az első procedúránál talált szignifikáns különbséget (9. Táblázat). Az első futtatásnál e csoportok között a hatékonyság átlaga 83 és 91% között változott. Az egyes csoportokat tekintve a két futtatás alatt azonban nem találtam szisztematikus hibát, tehát nem volt olyan csoport, amely mindkét futtatás alatt az átlag alatt vagy fölött lett volna, jelezve, hogy noha van változatosság a minták között, de a futtató belső fizikai körülményei homogénnek nevezhetők.

9. Táblázat A futtató tálcájának öt részén mért fogási hatékonyságok a két futtatási procedúránál. (csoportok: a tálca négy sarkán és közepen)

Kísérletek:						
Első				Második		
Hatékonyság (pontosság) (%)						
Csoportok	Átlaga	Szórása	Terjedelme	Átlaga	Szórása	Terjedelme
1	91	3,32	14	61,5	5,85	26
2	80	3,16	14	87,5	6,02	26
3	86	1,15	4	69	7,85	34
4	83	4,12	20	76,5	6,13	24
5	86,5	2,22	10	66	18,02	68
ANOVA:						
F(4,15)=3,68; p<0,0280				F(4,15)=1,05; p<0,4142		

3.7. A JELÖLÉS VIZSGÁLATA A *FOLSOMIA CANDIDA* (WILLEM) UGRÓVILLÁSON

A rubídium szint a jelöletlen ugróvillásokon 6,3-tól 19,6 µg/g-ig (8,7 ± 4,5 µg/g) változott (13. ábra), ezért a háttér MML Rb szint, amely az átlag plusz 3x szórásként volt meghatározva 22,7 µg/g -nak adódott ebben a kísérletben. Minden kezelt egyed Rb tartalma elérte az MML Rb szintet, a legalacsonyabb Rb szint a kezelt egyedek között 76 µg/g volt. Az átlagos Rb szint a legmagasabb koncentrációjú Rb kezelésnél (120,9 µg Rb/g száraz élesztő) két nagyságrenddel magasabb volt a háttér szintnél, azonban a Rb szint szórása szintén emelkedett a kezelés erősödésével.



13. Ábra Különböző nominális koncentrációjú élesztőn etetett *Folsomia candida* Rb koncentrációja. (szaggatott vonal: MML; karok: minimum, maximum értékek, négyzet átlag ± szórás; estsúly nedvesen mérve, n=20 egyed/kezelés)

3.7.1. AZ RB KEZELÉS HATÁSA A UGRÓVILLÁSOK NÖVEKEDÉSÉRE

A növekedési arányokat a növekedési adatokból a Von Bertalanffy egyenlet illesztésével határoztam meg. A növekedési arányok szignifikánsan csak a legmagasabb Rb koncentrációjú kezelésnél különböztek a kontrolltól (120,9 µg Rb/g dry yeast) (10. Táblázat). Az egyedek testhosszainak mediánja 55 nap után csak a két magasabb kezelésnél volt szignifikánsan alacsonyabb (a 12,1 és 120,9 µg Rb/g száraz élesztőnél: ANOVA, Duncan's multiple range test: $p(12,1 \text{ µg Rb/g}) < 0,01$, $p(120,9 \text{ µg Rb/g}) < 0,01$), azonban a legalacsonyabb Rb kezelésnél nem volt szignifikáns hatás ($p(1,2 \text{ µg Rb/g}) = 0,87$) (11. Táblázat).

10. Táblázat RbCl hatása a *Folsomia candida* növekedésére. (n = 20 egyed/kezelés)

Kezelések (µg Rb/g száraz)	von Bertalanffy model			A meredekség kontrolltól való eltérése
	K	± SE	R ²	t _(df=36)
kontrol	0,407	± 0,016	0,8	
1,2	0,407	± 0,010	0,7	0,214 NS
12,1	0,407	± 0,010	0,8	0,066 NS
120,9	0,363	± 0,015	0,6	99,01 ***

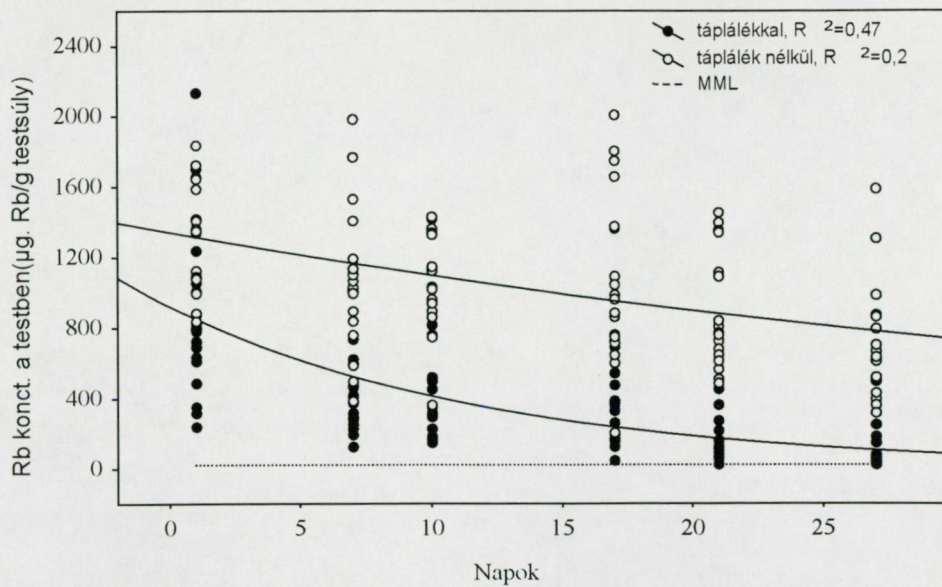
11. Táblázat RbCl hatása a *Folsomia candida* testhosszára az 55. nap után.

Kezelések (μg Rb/g száraz élesztő)	Testhossz (mm)	Duncan's Multiple Range teszt			
		Kontrol	1,2	12,1	120,9
Kontrol	1,66 (0,18)	NS	***	***	
1,2	1,70 (0,17)		***	***	
12,1	1,42 (0,12)			***	
120,9	1,22 (0,13)				***

(átlag, zárójelben szórás, n=20).

3.7.2. AZ RB IDŐBELI ELIMINÁCIÓJA

Táplálékfölségben szignifikánsan alacsonyabb volt az Rb szint az ugróvillásokban, mint táplálékhiánynál (12. Táblázat), és az elimináció sebessége magasabb volt: DT_{50} (táplálékkal) = 8,66 (\pm 1,18 SE) nap, DT_{50} (táplálék nélkül) = 34,65 (\pm 6,93 SE) nap (14. ábra). Az Rb eliminációjára exponenciális modellt illesztve a k paraméter szignifikánsan különbözött a tápláléknélküli és a táplálék-gazdag körülmények alatt. ($t = 5,28^{***}$ ($n = 214$) (táplálékkal: $C_0 = 1341,9 \mu\text{g}$ Rb/g testhossz (\pm 72,4 SE), $k = 0,08$ (\pm 0,01 SE), táplálék nélkül: $C_0 = 924 \mu\text{g}$ Rb/g testhossz (\pm 70,6 SE), $k = 0,02$ (\pm 0,004 SE)). Ezekből a modellekből az MML eléréséhez szükséges idő 46,3 és 103,9 napnak adódott a táplálék-gazdag és táplálék-szegény kísérletben. Végig a kísérlet alatt a kezelt és kezeletlen egyedek Rb szintjei szignifikánsan különböztek. Néhány esetben a kezelt egyedek Rb szintje megközelítette az MML szintet, de az alá sohasem esett.



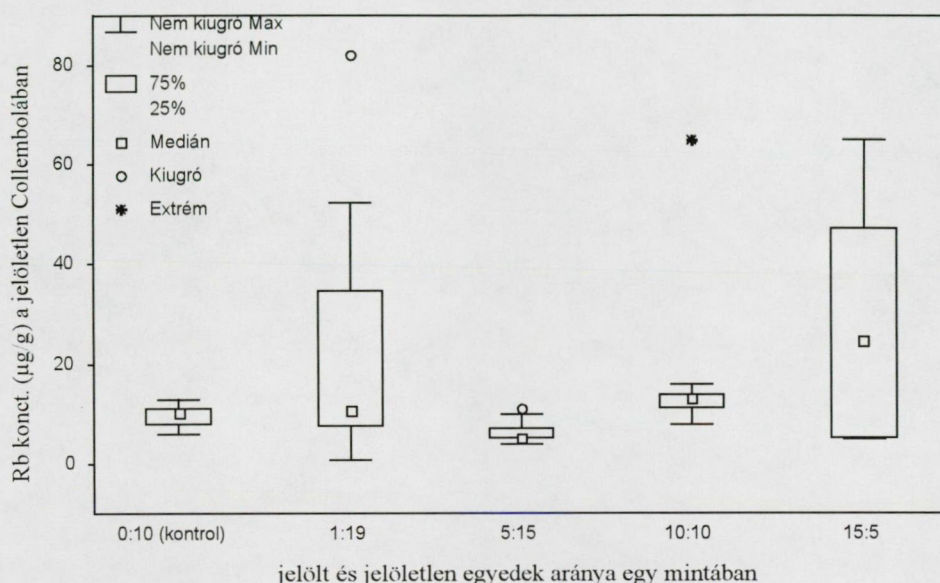
14. Ábra Rb időbeli eliminációja a *Folsomia candida* testéből két különböző etetési körülménynél (nyitott kör: Rb elimináció táplálékfölségben, teli kör Rb elimináció táplálékhiányban, szaggatott vonal MML)

12. Táblázat Rb elimináció a *Folsomia candida* testéből két etetési kondíció mellett.

Napok	Rb mennyisége a Collembola testében (μg Rb/g testsúly)						ANOVA		
	Táplálékkal (1)			Táplálék nélkül (2)			(1) – (2) F(1,34)	(1) – kontrol F(1,34)	(2) – kontrol F(1,34)
	Mintasza- m	Átlag \pm Szórás	Minta terjedelem	Mintasza- m	Átlag \pm Szórás	Minta terjedelem			
1	18	881,34 \pm 484,2	240 - 213 5	18	1355,1 \pm 288,7	843 - 1836	12,3 **	72,1 ***	419 ***
7	18	377,84 \pm 137,3	126 - 737	18	1071,4 \pm 410,6	394 - 1990	42,8 ***	74,1 ***	131 ***
10	18	411,55 \pm 248,0	156 - 943	18	1063,1 \pm 280,6	364 - 1438	58,6 ***	114 ***	285 ***
17	18	319,94 \pm 204,1	51 - 762	18	1104,7 \pm 490,2	212 - 2011	32,6 ***	47,2 ***	104 ***
21	18	118,94 \pm 87,2	23 - 363	18	893,7 \pm 329,0	487 - 1451	76,0 ***	30,4 ***	151 ***
27	18	72,84 \pm 52,4	33 - 257	18	712,5 \pm 329,9	327 - 1595	63,8 ***	24,9 ***	94 ***

3.7.3. KERESZTSZENNYEZŐDÉS

A kontroll csoport átlagos Rb szintje $9,7 (\pm 2,2) \mu\text{g Rb/g}$ (terjedelem: $3\text{--}82 \mu\text{g Rb/g}$) volt. A további csoportoknál a jelölt és jelöletlen egyedek könnyen elkülöníthetőek voltak, a jelölt egyedeknél az Rb szint 1710 és $4291 \mu\text{g Rb/g}$ között változott. Azonban a különböző jelölt-jelöletlen arányoknak szignifikáns hatása volt a háttér Rb szintre (Kruskal-Wallis test: $H(4, n = 58) = 6,6^{**}$). A teljes háttér Rb szint $9,7 (\pm 2,1) \mu\text{g Rb/g}$ -ról $15,8 (\pm 17,4) \mu\text{g Rb/g}$ -ra növekedett (15. ábra), de a jelöletlen ugróvillások legmagasabbikában is csak $4,8\%$ -a volt a mért Rb a legalacsonyabb Rb szinttel rendelkező jelölt egyed rubídium tartalmához képest.



15. ábra Rb keresztszennyeződése a jelölt és jelöletlen egyedek között: jelöletlen egyedek Rb koncentrációja különböző jelölt/jelöletlen arányú mintákban.

3.8. AZ EPEDAFIKUS *LEPIDOCYRTUS PARADOXUS* (ÜZEL) FAJ DISZPERZIÓJÁNAK JELÖLÉS-VISSZAFOGÁSOS LEÍRÁSA

A két kísérleti elrendezésnél 50 illetve $100/100\text{cm}^2$ szabadon engedett jelölt egyed volt bevonva a kísérletbe. Az elsőnél 12 jelölt egyed került visszafogásra, ami 6% visszafogást jelentett, a másodiknál a 400 egyedből 13 -at sikerült visszafogni ($3,3\%$ visszafogás). Az első kísérletnél $14,5$ cm volt az átlagos nettó elmozdulás, a második kísérletnél ez az érték $24,3$ cm volt. A két különböző kezdeti denzitás esetén szignifikáns különbség volt az elmozdulások mediánjai között (Mann-Whitney U teszt: $n = 45, Z = 1,97, p < 0,05$). A nettó mozgás $0 - 50$ cm között változott.

4. DISZKUSSZIÓ

(1) Az ugróvillások egyedszáma szignifikánsan magasabb volt magasabb legelési nyomás alatt, miközben a topográfiai heterogenitás -azaz a völgyek különböző kitettsége- nem befolyásolta az abundanciát. Az ugróvillások abundanciájának növekedése a legelt területeken egybeesik Bardgett (1993b) eredményével, noha az a kísérlet nem az egész Collembola közösségről, csak egy fajról (*Onychiurus procampatus*) közölt adatokat. Ugyanezt a mintázatot mérték ki Bardgett és mtsai. (1997) talajlakó fonálférgeken, hasonlóan birkákkal történt legeltetés hatására, amit a mikrobiális biomassa emelkedésével magyaráztak. Az ugróvillások „mikrofág”, illetve „detritivor” állatok, így egyedszámuk nemcsak a mikroflóra biomasszával, hanem az elhalt növényi anyag mennyiségével is kapcsolatba hozható, mindkét paraméter növekszik a legelési nyomás növekedésével (Frank és McNaughton 1992, 1993). Eszerint az ugróvillások egyedszámának növekedése a biotikus kontroll hipotézist támogatja.

(2) Az ugróvillások fajszáma szignifikánsan alacsonyabb volt az erősebben legeltetett területeken, amelyet néhány invazív *Lepidocyrtus* faj dominánssá válása, (*L. lanuginosus* (Gmelin, 1788), *L. curvicolis* (Bourlet, 1839), *L. paradoxus* (Uzel, 1890). illetve más Collembola fajok eltűnése okozott (*Sminthurus viridis* (Linneus, 1758), *S. maculatus* (Tömösváry, 1883), *Sminthurinus auleatus* (Lubbock, 1862), *Deuterosminthurus repandus* (Agren, 1906), *Isotoma viridis* (Bourlet, 1839), *Hypogastrura denticulata* (Bagnall, 1849). A fajszám magasabb volt a kevésbé nedves DNy-i kitettségű oldalakon. Ez a xerotherm fajok megjelenésének (*Entomobrya lamuginosa* (Nicolet, 1842), *Orchesella cincta* (Linneus, 1758), *O. albofasciata* Stach 1960), *O. multifasciata*, (Stscherbakow, 1898)), illetve a diszturbancia toleráns fajok (*Lepidocyrtus cyaneus* (Tullberg, 1871), *L. paradoxus* (Uzel, 1890), *Seirra domestica*, (Nicolet, 1842), egyidejű jelenlétének a következménye. Ezzel szemben az ÉK-i oldalakon kevesebb diszturbancia toleráns faj volt és kevesebb xerotherm faj maradt meg az erősebben legeltetett területeken, azaz a faj-csere magasabb volt az ÉK-i oldalakon.

(3) A Collembola közösség egyenletesség szignifikánsan alacsonyabb volt magasabb legelési nyomás alatt, jelezve a diszturbációt. (Rosenzweig 1995, Naeem 1996). Ezt a mintázatot a diszturbancia toleráns fajok megnövekedett dominanciája hozta létre. Az egyenletességben bekövetkezett változás magasabb volt az ÉK-i oldalakon, amely a két legelési szint közötti dominancia struktúra megváltozásából ered. A fajszám és az egyenletesség változásai nem különböztetik meg a két felvetett hipotézist. A legeltetés, ha biotikus hatáson

keresztül hat is, akkor is diszturbatív hatás, tehát az egyenletesség csökkenése mindkét hipotézist bizonyítja.

(4) A Collembola közösség fajösszetétele megváltozott a legelési nyomás változásával. (*L. lanuginosus* (Gmelin, 1788), *L. curvicolis* (Bourlet, 1839), *L. paradoxus* (Uzel, 1890), *Lepidocyrtus cyaneus* (Tullberg, 1871), *Seirra domestica*, (Nicolet, 1842) fajok relatív abundancia értéke szignifikánsan magasabb volt az erősebben legeltetett völgyekben, miközben a xerotherm fajok relatív abundanciája, mint *Entomobrya lanuginosa* (Nicolet, 1842), *Entomobrya handschini* (Stach 1922), *Orchesella cincta* (Linneus, 1758), *O. albofasciata* Stach 1960), *O. multifasciata*, (Stscherbakow, 1898) alacsonyabb volt a legeltetett területeken. Ez a mintázat a völgyek mindkét oldalán hasonló volt, noha ez utóbbi nyílt gyepekre jellemző xerotherm fajok csökkenésének mértéke különböző volt a különböző oldalakon. Ez annak tudható be, hogy eleve a gyengén legelt DNY-i oldalakon alacsonyabb volt a relatív abundanciájuk.

(5) a permutációs teszt (multiresponse permutation procedure) megmutatta, hogy nemcsak a fajkompozíció (Jaccard függvény analízise), de a közösség egyedszámokkal jellemzett szerkezete is szignifikánsan megváltozott mindkét faktor hatására. A legeltetésnek azonban erősebb volt a hatása a kitettségénél. A faktoranalízis alkalmazásával csoportosítható volt a fajok viselkedése a legeltetés tekintetében, amely a *Lepidocyrtus* génuszra volt nagyobb hatással.

Ezek az analízisek kimutatták, hogy a legeltetés hatására másképpen változott meg a fajösszetétel, mint a topográfiai heterogenitás hatására. A gyengén legeltetett völgyekben a kitettség okozta kompozicionális különbségek eltűntek a legeltetés hatására és hasonló közösségek alakultak ki a völgyek mindkét oldalán, noha ez inkább génusz-szinten volt látható. Hasonló eredmények adódtak a növényzet vizsgálatánál is (Horváth és Dombos 1999). Ez magyarázza azt a hipotézist, miszerint, ha létezik is abiotikus stressz a Collembola közösségen, a legeltetésnél nem ez a hatás érvényesült, mivel nem a xerotherm fajok váltak uralkodóvá a legeltetett területeken, hanem olyan idegen fajok, amelyeket diszturbancia-toleráns fajoknak lehet nevezni. Ez a diszturbáció azonban nem, vagy nem csak a szárazodással függhet össze, hanem valószínűsíthetően, pl. a mikroflóra legeltetés hatására bekövetkező összetételének a megváltozásával (Bardgett és mtsai. 1997), vagy a növényi anyag minőségének a megváltozásával. A Collembola közösség fajösszetételén történt ilyen hatás azt sejteti, hogy létezik az ugróvillások között készletfelosztáson alapuló "bottom-up" hatás (Petersen és mtsai. 1982). Feltételezhető továbbá, hogy nemcsak a készlet minősége a meghatározó, (bakteriális, illetve gombák által lebonyolított lebontási utak arányának megváltozása a legeltetés hatására),

hanem ezeknek a készleteknek az időbeli dinamikája is befolyásolja az ugróvillások fajösszetételét (Brussard 1998b).

A fordított irányú hatásokra vannak kísérletes bizonyítékok: 1993-as vizsgálataiban Bardgett és mtsai. még nem tudta kimutatni az ugróvillások konzekvens szignifikáns hatását a mikroflórán (Bardgett mtsai. 1993a), valószínűleg a természetestől nagyon eltérő abundanciális arányok miatt. Itt az *Onychiurus procampatus* fajt használta, amelyről korábban kimutatta, hogy gombaevő (Bardgett 1993c). A kísérletben különböző intenzitással legelt talajt defaunálása után a legelt gyepeken talált leggyakoribb, fluoresszensz jelölt gombával oltotta be, majd különböző számú ugróvillást adott hozzá és mérte a hypha hosszt és a tápanyag mineralizációt. A kezeléseiben nem volt konzekvens hatás a mineralizációban, illetve az össz-hypha hosszban. Későbbi kísérleteiben azonban igazolta, hogy növelve az *Onychiurus procampatus* és a fonálférgek egyedszámát növekszik a mikrobiális biomassa (Bardgett mtsai. 1998a). Ugyanezt közvetve is bebizonyította, a nitrogén mineralizációt és növényi tápanyagfelvételt használva fel a mikroflóra indikátoraként (Bardgett mtsai. 1999a). Azaz fordított (top-down) hatás az ugróvillások felől a készletük felé már kimutatott.

A topopográfiai heterogenitáshoz ugyancsak kapcsolhatóak "bottom-up" hatások, mivel a növényi fajösszetétel, illetve a talaj tápanyagtartalma megváltozik a kitétség hatására. - az utóbbi hatást mutatja a humusztartalom megváltozása-. E hatások abiotikus eredetűek, a talajnedvesség csökkenése okozza az eltérő mintázatokat. Azonban az egyedszámok, illetve a fajcsoportok relatív abundanciájának variancia-analízise megmutatta, hogy a legeltetésnek jóval nagyobb volt a hatása, mint a kitétségnek, ami ellentmond a régebbi hipotézisnek, miszerint a Collembola közösség csak abiotikusan stresszelt.

(6) Az információstatisztikai términtázatelemzés megmutatta, hogy közösségi szinten a térbeli heterogenitás kisebb térlépték felé tolódott el, ami a diszturbációt jelzi. A fajkombinációs diverzitás függvényértékeinek nagyságára a kitétség nagyobb hatással volt, mint a legeltetés. Ez annak tudható be, hogy e függvény erősen korrelál a fajszámmal (Horváth és Dombos 1999). A términtázati elemzésnél a ritka fajokat ki kellett venni az analízisből – technikai okok miatt-, ami miatt az ÉK-i oldalakon erőteljesen lecsökkent a fajszám. A DNy-i oldalakon a fajkombinációs diverzitás szignifikánsan alacsonyabb volt a random mintázattól generált függvényértéktől, illetve az asszociátum értéke magasabb volt, ami azt mutatta, hogy a közösség térben szerveződött. A random mintázattól való eltérés nagyobb volt az erősen legelt területeken. Ez azt jelezte, hogy térbeli koalíciók alakultak ki. E térbeli struktúrának a további leírását a plexus gráfok mutatták, melyeknél a fent jelölt fajösszetétel-beli változások térben is megmutatkoztak. A magasabb legeltetési nyomás alatt kialakult a *L. lanuginosus*

(Gmelin, 1788), *L. curvicolis* (Bourlet, 1839), *L. paradoxus* (Uzel, 1890), *Seirra domestica*, (Nicolet, 1842) fajokból álló térbeli koalíció, szemben az *Orchesella cincta* (Linneus, 1758), *O. albofasciata*, Stach 1960 csoporttal. Ezek a pozitív és negatív korrelációk részben függenek az egyedszámoktól, ezt a különböző randomizálási típusok használatával csökkentettem. E mintázatok azt mutatták, hogy a degradatív hatás, tehát a *Lepidocyrtus* fajok elterjedése térben nem véletlenszerűen történt meg, hanem egymással inkább közelebbi helyeken fordultak elő, míg a kiszoruló fajokkal (*Orchesella* sp.) térben szegregálódtak.

(7) A növények lebonthatóságának térbeli változatosságát bevonva a vizsgálatba megállapíthatjuk, hogy ennek volt hatása a két koalíció térbeli eloszlásához. A C/N értékekkel negatív, tehát a lebonthatósággal pozitív térbeli korreláció volt kimutatható a *Lepidocyrtus* génusznál, míg fordított hatás jelentkezett az *Orchesella Entomobrya* csoportnál. E hatás minden térlépték mentén megfigyelhető volt, illetve a legkisebb térléptéket tekintve a kovariancia-analízissel is szignifikáns kapcsolat volt kimutatható. E kapcsolat erőssége a két fajcsoportot tekintve különböző volt. Ezek az analízisek alátámasztják azt a hipotézisünket, miszerint a biotikus hatás, melyet a növények lebonthatóságának térbeli változatosságából származtattunk, szerepet játszik a legeltetésnél kialakuló diszturbációnál a Collembola közösségeknél. E biotikus hatás a növényi anyagok lebonthatóságából kiindulva a mikroflóra biomasszájának, illetve összetételének, és/vagy a készlet időbeli elérhetőségének megváltozásán keresztül hathat. Így tehát a términtázati elemzés támogatta a biotikus kontroll hipotézisünket.

4.1. AZ UGRÓVILLÁSOK MINTAVÉTELEZÉSE

(1) A különböző típusú csapdázás során szignifikáns különbségeket kaptam mind a fajsám, mind az egyedszámok, illetve fajösszetétel tekintetében, ami az ugróvillásokra jellemző epedafikus és euedafikus életformából ered.

(2) Ugyancsak különbség adódott a fajösszetételben a kétszintes talajcsapda poharainak fogása között, ami az ugróvillásokra sokszor leírt fajokra jellemző vertikális elkülönülésre utalhat.

(3) Lényeges továbbá, hogy a kezelések hatására megváltozott a fogási hatékonyság, azaz a szükséges mintaszám is változott a faktorok hatására. Eszerint tehát e hatások a kísérletek tervezését befolyásolhatják.

(4) A mikroartopódák egyedszámainak elemzésénél gyakran hivatkoznak a normalitás hiányára, ami egyrészt az aggregált térbeli diszpergáltsággal, másrészt az alacsony mintaszámokkal magyarázható. Mint az látható, mindkét probléma kezelhető, egyrészt a minták random összevonásával, másrészt a mintaszám drasztikus emelésével (tíznél nagyobb ismétlést alkalmazó kísérletet nem ismerek). E kérdés fontos lehet bonyolultabb kísérleti elrendezések tervezésénél.

(5) az euedafikus fajok egyedszámának futtatással történő becslésénél lehetséges abszolút egyedszámok, vagy indexek használata, miután ennél az eljárásnál mind a precízió, mind a megbízhatóság tesztelhető. Fontos azonban, hogy a futtatás körülményei hogyan vannak szabályozva, mert ez mindkét fenti paramétert erősen befolyásolja.

4.2. AZ UGRÓVILLÁSOK JELÖLÉSÉVEL ÉS DISZPERZIÓJÁVAL ÖSSZEFÜGGŐ KÉRDÉSEK

(1) Az ugróvillások rubidiumos jelölhetőségének vizsgálata megmutatta, hogy minden egyes kísérleti elrendezésnél szükséges a jelölés optimalizálása, mivel a bevitt Rb mennyisége különböző körülmények között másként ürül a Collembola fajok testéből (Hopper 1991). Ezt az optimalizációt a kísérleti időtartam és a szubletális hatás figyelembevételével kell elvégezni. Magasabb nominális koncentrációnál (12,1 és 120,9 $\mu\text{g Rb/g}$ dry száraz élesztő), szubletális hatást találtunk a *Folsomi candida* (Willem) fajon, amely egybeesik Van Steenwyk és mtsai. (1978) eredményével, *P. gossypiella* faj lárváin 0,85-854,7 $\mu\text{g Rb/g}$ testsúly koncentrációnál teljes mortalitást talált. A különböző fajok szubletális értékei 0,2-80000 $\mu\text{g Rb/g}$ testsúly között változott (Stimmann és mtsai., 1973; Graham és Wolfenbarger, 1977; Legg és Chiang, 1984; Knight és mtsai., 1989; Culin és Alverson, 1986). E változatosság a szubletális hatásokban arra figyelmeztet, hogy minden egyes fajnál szükséges ezt tesztelni. Eredményünk szerint az ugróvillásoknál szükséges a nominális koncentrációt 12,1 $\mu\text{g Rb/g}$ száraz élesztő alá vinni.

(2) A rubídium eliminációja fontos kérdés, amit úgyszintén minden kísérleti elrendezésnél tesztelni kell. Az ugróvillások életük során folyamatosan vedlenek, így a kiürülés gyorsabb, összehasonlítva az *Endopterygota* rovarokkal. Más hatások, így pl a spermatofórák folyamatos lerakása, illetve a kiválasztás módja szintén növelik az Rb eliminációt. Terepi körülmények között még inkább kíváncsi az Rb eliminációjának tesztelése, miután sem a táplálkozás, sem a kísérleti közeg nem kontrollált, noha e két faktor jelentősen befolyásolja a kiürülést.

(3) Az euedafikus Collembola fajok diszperziójáról előzetes, felmérő kísérletünk csak nagyon csekély adatokat szolgáltatott. Kiderült, hogy a nagytestű *Lepidocyrtus paradoxus* (Uzel) faj néhány egyede két hét alatt 0-50 cm nettó távolságra mozgott, azonban az átlagos nettó mozgást nem sikerült leírni az alacsony visszafogási ráta miatt. Az ugróvillások által megtett diszperziós távolságok abszolút értékéről ismereteim szerint ez idáig nincs adat. Euedafikus fajokról vannak interpolált, illetve közvetett eredmények. Bengtsson és mtsai. (1994a,b) Bengtsson (1997) kimutatta, hogy az *Onychiurus armatus* képes sűrűségfüggő diszperzióra, és e diszperzió 30cm/nap nagyságrendű lehet. Petersen (1982), Carapelli és mtsai. (1997) kimutatta, hogy különböző euedafikus fajok populációinak genetikai távolsága jelentékenyen csökkent 10 méter távolság után, ami a diszperziós távolságok felső korlátjára utalhat.

5. ÖSSZEFOGLALÁS

A Collembola közösségek tekintetében két hipotézis létezik, az abiotikusan, illetve a biotikusan stresszelt közösség elmélete. Az első az ugróvillásokat táplálék-generalistának tekinti, és azt tartja, hogy a közösség szerkezetét abiotikus faktorok, főleg a talajnedvesség határozza meg. A második hipotézis a biotikus interakciókat helyezi előtérbe, amely az ugróvillások és a talaj mikroflórája között áll fenn. Egy mezőföldi löszgyepen olyan kísérletet végeztem el, ahol e két hipotézis predikciói kísérletesen összehasonlíthatók voltak.

A löszgyepeken birkákkal történő legeltetés nemcsak a növényzet fajösszetételéért felelős, hanem másodlagos szekunder szukcessziós folyamatokat is szabályoz. A legeltetésnek összetett hatása van, megváltoztatja a talaj fizikai, kémia és mikrobiológiai jellemzőit, a mikroflóra összetételét, így az ugróvillások számára a készlet mennyisége és összetétele is megváltozik. A tájléptékű változatosság, mint például a völgyek kitettsége szintén befolyásol talaj és vegetációs folyamatokat, azonban inkább abiotikusan hat. A legeltetés és a kitettség ugróvillásokra gyakorolt hatásainak összehasonlítására négy völgyet jelöltünk ki, két kezelési szinttel a legeltetés és a kitettség tekintetében, ahol a *Collembola* közösség egyedszámait, fajgazdagságát, egyenletességét, illetve komparatív függvényekből számított hasonlóságát becsültem. Ugyanitt términtázati analízissel jellemeztem a növényzet és az ugróvillások közötti térbeli kapcsolatokat. Azt feltételeztem, hogy azokon a növényi foltokon, ahol a növényi anyagok lebonthatósága magasabb, több diszturbancia-toleráns *Collembola* faj fog élni, mivel ezek a foltok magasabb mikrobiális biomasszát tartanak fenn, illetve más a mikroflórájuk összetétele, mint az alacsonyabb tápanyagtartalmú foltoké. Eszerint a diszturbációt biotikus hatás vezetné, mely adódhat táplálék-preferenciából, vagy a készletek elérhetőségének dinamikájából is. E feltételezés a második hipotézist támasztja alá.

A legeltetéssel növekedett az ugróvillások egyedszáma, és csökkent a fajszáma, miközben a kitettség csak a fajszaot csökkentette. A legeltetés megváltoztatta a fajok dominanciáját, csökkentette az egyenletességet, és erősen befolyásolta a Collembola közösség fajösszetételét. A legeltetéssel növekedett a diszturbancia-toleráns fajok (főleg *Lepidocyrtus* sp.) relatív abundanciája, ezzel szemben a kitettséggel nem változott. A xerotherm fajok relatív abundanciája (*Orchesella* sp. *Entomobrya* sp.) viszont csökkent a legeltetéssel és a kitettség csak e fajcsoport egyedszámára volt hatással.

Pozitív térbeli korrelációt találtam diszturbancia-toleráns fajok között, illetve xerotherm fajok között, amely két térbeli koalíció térben szegregálódott. Negatív térbeli kapcsolat volt kimutatható a diszturbancia-toleráns fajcsoport és a növényzet szén-nitrogén aránya között,

ami azt jelezte, hogy ezek az ugróvillások előnyben részesítették a jobban lebontható avarral rendelkező foltokat. Ezzel szemben a xerotherm fajcsoport alacsonyabb negatív térbeli korrelációt mutatott ezekkel a növényi foltokkal.

Ezek alapján a *Collembola* közösség egyedszám viszonyainak változását a legeltetésnél nem lehet magyarázni egyedül a talajnedvességgel. Az eredmények azt a hipotézist támogatják, hogy a *Collembola* közösség egyedszáma és fajösszetétele, valamint térbeli diszpergáltsága nemcsak a talaj fizikai tulajdonságától függ (abiotikus hatások), hanem meghatározhatják biotikus faktorok is, mint pl. a készlet mennyisége és összetétele, amely a legeltetés során változik.

6. SUMMARY

Concerning collembolan communities two hypotheses exist, the abiotically and the biotically stressed collembolan community hypothesis. The first one regards springtails as general consumers and is based that the abundance and composition of the collembolan community are mostly affected by soil humidity. Whereas the second one stresses the biotic interactions between springtails and the microflora, as a bottom-up effect. I set up an experiment, where the predictions of the two hypotheses were experimentally comparable.

In loess grasslands, grazing by sheep is responsible for changes in the composition of vegetation and controls on secondary successional processes. Grazing has a very complex effect on the soil by altering its physical, chemical and microbiological properties. The difficulty in studying causal effects of grazing on the collembolan community is that factors are correlated to each other, so their effects cannot be evaluated independently. Landscape heterogeneity also influences soil vegetation processes, having a greater effect on environmental factors than sheep grazing. To compare the relative effects of sheep grazing and landscape heterogeneity on the collembolan community, four valleys with two grazing treatment levels were selected. The sides of each valley had SW and NE aspects resulting in two treatments levels of landscape heterogeneity. In a split-plot experimental design, the effects of grazing pressure and landscape heterogeneity were examined in relation to the relative abundance, species richness, evenness and comparative indices of the collembolan community. In the same experiment the spatial relationships of the springtails and the vegetation were evaluated by information-theoretical analysis. I assumed that patches of more decomposable vegetation would be connected with disturbance-tolerant springtails, because the litter of these patches keeps larger microbial biomass and consists of other component of the microflora than less nutrient-rich vegetation patches. This way grazing disturbance would be led by biotic effects, either by food preference or the dynamics of resources being in compliance with the later hypothesis.

Grazing pressure had a positive effect on abundance and a negative effect on species richness of Collembola, while aspect altered only species richness. Grazing changed the dominance structure, reduced the evenness and strongly influenced the composition of the collembolan community. Aspect did not affect significantly the relative abundance of some disturbance-tolerant species and had a lower effect on collembolan community composition.

Positive spatial correlation was found between disturbance-tolerant Collembola species and another spatial coalition were determined, composed of xerotherm, native species. These two coalitions were spatially segregated. There were negative spatial correlation between disturbance-tolerant species -mainly *Lepidocyrtus* sp.- and the carbon-nitrogen ratio of the vegetation, indicating that these springtails prefer patches with higher litter decomposition rates. While xerotherm Collembola species had a lower negative spatial correlation with that vegetation patches, supporting the second hypothesis.

The results indicate that differences in soil humidity could not explain the changes in structure and abundance of the collembolan community. These findings support the hypothesis that the abundance and species composition of collembolan communities are dependent not only on the physical conditions of soils, but are strongly influenced by the types and amount of resources which are being changed by grazing disturbance.

7. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Megköszönöm témavezetőm, Prof. Gallé László egész doktori munkám alatt nyújtott segítségét. Külön köszönet jár Horváth Andrásnak, akivel e munka nagy részét közösen végeztük el. A határozásban Dr. Tráser György és Dr. Erhard Christian adott irodalmi és gyakorlati segédletet, amit ezúton is megköszönök. Hálás vagyok Kerepecki Évának, Szalkai Tímeának a terepi, és laboratóriumi munkában való segítségéért, Dr. Richard Bardgett-nek, Dr. Bakonyi Gábornak, Dr. Lisa Cole-nak, Dr. Kabai Péternek, Dr. Liker Andrásnak Dr. C.A.M. Van Gestel-nek a kéziratok, továbbá Dr. Hornung Erzsébetnek a disszertáció ellenőrzésében nyújtott segítségükért. A kutatáshoz az F-020105 számú ifjúsági OTKA nyújtott anyagi támogatást.

8. IRODALOMJEGYZÉK

- Ádám L., Marosi S., Szilárd J. 1959: A Mezőföld természeti földrajza. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Anderson, J.M., 1975. The enigma of soil species diversity. Progress in soil Zoology pp. 51-58. Proc. 5th. Int. Coll. of Soil Zoology, Prag, 1973.
- Bakonyi, G. 1998. Nitrogen turnover of *Sinella coeca* (Collembola : Entomobryidae). European Journal of Entomology 95: 321-326.
- Bakonyi, G., Dobolyi, C., and Thuy, L.B., 1995. ¹⁵N uptake by collembolans from bacterial and fungal food source. Acta Zoologica Fennica 196: 136-138.
- Bakonyi, G. 1989. Effects of *Folsomia candida* (Collembola) on the microbial biomass in a grassland soil. Biology and Fertility of Soils 7, 138-141.
- Bardgett, R.D., Whittaker, J.B. and Frankland, J.C., 1993a. The effect of collembolan grazing on fungal activity in differently managed upland pastures – a microcosm study. Biology and Fertility of Soils 16, 255-262.
- Bardgett, R.D., Frankland, J.C., Whittaker, J.B., 1993b. The effect of agricultural management on the soil biota of some upland grasslands. Agriculture, Ecosystem and Environment 45, 25-45.
- Bardgett, R.D., Whittaker, J.B. and Frankland, J.C. 1993c. The diet and food preferences of *Onychiurus procampatus* (Collembola) from upland grassland soils. Biology and Fertility of Soils 16: 296-298
- Bardgett, R.D., Hobbs, P.J. and Frostegerd, Á., 1996. Changes in fungal:bacterial biomass ratios following reductions in the intensity of management on an upland grassland. Biology and Fertility of Soils 22:261-264.
- Bardgett, R.D., Leemans, D.K., Cook, R., Hobbs, P.J., 1997. Seasonality of soil biota of grazed and ungrazed hill grasslands. Soil Biology and Biochemistry 29, 1285-1294.
- Bardgett, R.D., Keiller, S., Cook, R., Gilburn, A., 1998a. Dynamic interactions between soil fauna and microorganisms in upland grassland soils: a microcosm experiment. Soil Biology and Biochemistry 30, 531-539.
- Bardgett, R.D., Wardle, D.A., Yeates, G.W., 1998b. Linking above-ground and below-ground food webs: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. Soil Biology and Biochemistry 30, 1867-1878.

- Bardgett, R.D., Cook, R., 1998c. Functional aspects of soil animal diversity in agricultural grasslands. *Applied Soil Ecology* 10, 263-276.
- Bardgett, R.D., Chan, K. F., 1999a. Experimental evidence that soil fauna enhance nutrient mineralization and plant nutrient uptake in montane grassland ecosystems *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1007–1014.
- Bardgett, R.D., Mc Alister, E., 1999b. The measurement of soil fungal:bacterial biomass ratios as an indicator of ecosystem self-regulation in temperate meadow grasslands. *Biology and Fertility of Soils* 29, 282-290.
- Bardgett, R.D., Mawdsley, J.L., Edwards, S., Hobbs, P.J., Rodwell, J.S. and Davies, W.J. 1999c. Plant species and nitrogen effects on soil biological properties of temperate upland grasslands. *Functional Ecology* 13, 650-660.
- Bardgett, R.D. and Shine, A. 1999d. Linkages between plant litter diversity, soil microbial biomass and ecosystem function in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 31: 317-321.
- Bengtsson, G., Rundgren, S., and Sjögren, M., 1994a. Modeling dispersal distances in a soil gradient: the influence of metal resistance, competition, and experience. *Oikos* 71: 13-23.
- Bengtsson, G., Hedlund, K., and Rundgren, S., 1994b. Food- and density-dependent dispersal: evidence from a soil collembolan. *Journal of Animal Ecology* 63: 513-520.
- Bengtsson, G. 1997. Dispersal, heterogeneity and resistance : challenging soil quality assessment. In *Ecological Risk Assessment of Contaminants in Soil* (ed. N.M. Van Straalen & N.M. Løkke), Chapman & Hall, London, pp. 191-212.
- Berg, M.P., Kniese, J.P., Bedaux, J.J.M. & Verhoef, H.A. 1998. Dynamics and stratification of functional groups of micro- and mesoarthropods in the organic layer of a Scots pine forest. *Biology and Fertility of Soils*, 26, 268-284.
- Biondini, M.E., Mielke, P.W., Redente E.F., 1988. Permutation techniques based on Euclidean analysis spaces: a new and powerful statistical method for ecological research. *Coenoses* 3, 155-174.
- Bongers, T., 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition. *Oecologia* 83, 14-19.
- Boros, Á. 1953: A Mezőföld növényföldrajzi vázlata. – *Földr. Ért.* 2: 234-250.
- Boros, Á. 1959: A Mezőföld növényföldrajza. – In: A Mezőföld természeti földrajza (szerk.: Ádám L., Marosi S., Szilárd J.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 362-383.

- Brussard, L., 1998. Soil fauna, guilds, functional groups and ecosystem processes. *Applied Soil Ecology* 9, 123-135.
- Buzás I. 1993: Talaj- és agrokémiai vizsgálati módszerkönyv 1-2. INDA 4231 Kiadó, Budapest.
- Caddish, g., Giller, K.E., 1997. (Eds) *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. CAB International, Wllingford,
- Carapelli, A., Frati, F., Fanciulli, P.P., & Dallai, R., 1997. Estimating levels of gene flow between natural populations in the genus *Isotomurus* (Collembola : Isotomidae). *Pedobiologia* 41: 19-25.
- Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M., Steinauer, E.M., 1998. Modulation of diversity by grazing and moving in native tallgrass prairie. *Science* 280, 745-747.
- Cornelissen, J. H. C 1996. An experimental comparison of leaf decomposition rates in a wide range of temperate plant species and types. *J. of Ecology* 84, 873-882.
- Cornelissen, J. H. C 1999. Leaf structure and defense control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytol.* 143, 191-200.
- Culin, J. D., and Alverson, D. R., 1986. A technique to mark adult *Heliothis zea* using rubidium chloride-spiked artificial nectar sources. *J. Agric. Entomol.* 3: 56-60.
- De Ruiter, P.C., Neutel, A.M., Moore, J.C., 1994. Modelling food webs and nutrient cycling in agro-ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 9,
- Diggle, P. J. 1983: *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London.
- Dighton, J., Jones, H.E., Robinson, C.H., Beckett, J., 1997. The role of abiotic factors, cultivation practices and soil fauna in the dispersal of genetically modified microorganisms in soils. *Applied Soil Ecology* 5:109-131.
- Dunger, W., 1985. *Tiere in Boden*. A. Ziemsen Verlag, Witterberg Lutherstadt.
- Dunger, W., Fiedler H.J., 1997. *Methoden der Bodenbiologie*. Gustav Fischer Verlag
- Dutilleul, P., 1993. Spatial heterogeneity and the design of ecological field experiments. *Ecology* 74, 1646-1658.
- Findlay, S., Carreire, M., Krishik, V., Jones, C.G., 1996. Effects of damage to living plants on leaf litter quality. *Ecological Applications* 6, 269-275.
- Fjellberg, A., 1980. Norwegian Collembola Postboks 70.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., 1992. The ecology of plants, large mammalian herbivores, and drought in Yellowstone National Park. *Ecology* 73, 2043-2058.
- Frank, D.A., McNaughton, S.J., 1993. Evidence for the promotion of aboveground grassland production in Yellowstone National Park. *Oecologia* 96,157-161.



- Frank, D.A., Groffman, P.M., 1998. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology* 79, 2229-2241.
- Gisin, H., 1960. Collembolafauna Europas. Museum d' Historire Naturelle, Geneve 1960.
- Graham, H. M., and Wolfenberger, D. A., 1977. Tobacco budworm: labeling with rubidium in the laboratory. *J. Econ. Entomol.* 70: 800-802.
- Griffiths, B., Bardgett R.D., 1997. Interactions between microbial feeding invertebrates and soil microorganisms. In: *Modern Soil Microbiology* (Ed. J.D. van Elsas, E. Wellington, and J.T. Trevors) Marcell Dekker, pp165-182.
- Grime, J.P, Cornelissen, J.H.C., Thompson, K., Hudgson, J.G., 1996. Evidence of a causal connection between anti-herbivore defense and the decomposition rate of leaves. *Oikos* 77, 489-494.
- Hedlund, K., Bengtsson, G. & Rundgren, S. (1995). Fungal odour discrimination in two sympatric species of fungivorous collembolans. *Functional Ecology*, 9, 869-875.
- Hobbs, N., Schimel, D. S., Ojima, D.S, 1991. Fire and grazing in the tallgrass prairie: contingent effects on nitrogen budgets. *Ecology* 72, 1374-1382.
- Holland E., Parton. W.J., Detling J.K, Coppock D.L., 1992. Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow. *American Naturalist* 140, 685-706.
- Hooper, D.U., Vitousek, P.M., 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277, 1302-1305.
- Hopkin, S.P., 1997. *Biology of the Springtails (Insecta : Collembola)*. Oxford University Press, 330pp.
- Hopper, K. R. 1991. Ecological applications of elemental labeling: analysis of dispersal, density, mortality, and feeding. *Southwestern Entomologist Suppl.* 14.: 71-83.
- Horváth, A. 1998: INFOTHEM program: new possibilities of spatial series analysis based on information theory methods. - *Tiscia* 31: 71-84.
- Horváth A. 1996: Löszgyep maradványok botanikai állapotfelmérése Fejér-megyében. A Budapesti Természetvédelmi Igazgatóság részére. Kézirat. Szeged.
- Horváth, A., Dombos M., 1999. OTKA F 20105 zárójelentése: Növény- és epigeikus rovarközösségek (Collembola) szünmorfológiai vizsgálata degradált löszgyepen információstatistikai módszerekkel
- Hunter, M.D., Price, P.W., 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73, 724-732.

- Ineson, P., Leonard, M.A., Anderson, J.M., 1982. Effect of collembolan grazing upon nitrogen and cation leaching from decomposing leaf litter. *Soil Biology and Biochemistry* 14, 601–605.
- ISO 1994. ISO/DRAFT. Soil quality-Effects of soil pollutants on Collembola (*Folsomia candida*): method for the determination of effects on reproduction.
- Jones, T.H., Thompson, L.J., Lawton, J.H., Bezemer, T.M., Bardgett, R.D., Blackburn, T.M., Bruce, K.D., Cannon, P.F., Hall, G.S., Hartley, S.E., Howson, G., Jones, C.G., Kampichler, C., Kandeler, E., Ritchie, D.A. (1998). Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystems. *Science*, 280, 441-443.
- Juhász-Nagy P. 1972a: Elemi preferenciális folyamatok információelméleti modellezése szünbotanikai objektumokon. Kandidátusi értekezés. Budapest.
- Juhász-Nagy P. 1972b: A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 1. rész. Bevezetés. – *Bot. Közl.* 59: 1-5.
- Juhász-Nagy P. 1973: A növényzet szerkezetvizsgálata: új modellek. 2. rész. Elemi beskálázás a florális diverzitás szerint. – *Bot. Közl.* 60: 35-41.
- Juhász-Nagy, P. 1976. Spatial dependence of plant populations. Part 1. Equivalence analysis (an outline for a new model). - *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 22: 61-78.
- Juhász-Nagy, P. 1984. Spatial dependence of plant populations. Part 2. A family of new models. - *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 30: 363-402.
- Kandeler, E., Kampichler, Ch., Joergensen, R.G., Mölter, K., 1999. Effects of mesofauna in a spruce forest on soil microbial communities and N cycling in field mesocosms. *Soil Biology and Biochemistry* 31, 1783–1792.
- Kato, M. (1995). The aspidistra and the amphipod. *Nature*, 377, 293. ['Hypogastrura sp.' eats pollen and visits flowers along with other Collembola]
- Kay, F.R. , Sobhy, H.M., Whitford, W.G., 1999. Soil microarthropods as indicators of exposure to environmental stress in Chihuahuan Desert rangelands. *Biology and Fertility of Soils* 28, 121–128.
- Kerepeczki, É., 1998. Collembola populációk diszperziójának vizsgálata elemi (Rb) jelöléssel. JATE, Szeged, 1998. Kézirat.
- Klironomos, J.N. & Kendrick, B. 1995. Relationships among microarthropods, fungi, and their environment. *Plant and Soil*, 170, 183-197.
- Klironomos, J.N., Rilling, M.C., Allen, M.F. 1999a. Designing belowground field experiments with the help of semi-variance and power analyses. *Applied Soil Ecology* 12, 227-238.

- Klironomos, J.N., Bednarczuk, E.M. & Neville, J. 1999b. Reproductive significance of feeding on saprobic and arbuscular mycorrhizal fungi by the collembolan *Folsomia candida*. *Functional Ecology*, 13, 756-761.
- Knight, A. L., Hull, L. A., Rajotte, E. G., and Fleischer, S. J., 1989. Labeling tufted apple bud moth (Lepidoptera: Tortricidae) with rubidium: effect on development, longevity, and fecundity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 82: 481-485.
- Lambers, H., Chapin, F.S, Pons, T.J. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer Verlag, 495-502.
- Lee, Q. & Widden, P. (1996). *Folsomia candida*, a 'fungivorous' collembolan, feeds preferentially on nematodes rather than soil fungi. *Soil Biology and Biochemistry*, 28, 689-690.
- Legg, E. D., and Chiang, H. C., 1984. Rubidium marking technique for the European corn borer (Lepidoptera: Pyralidae) in corn. *Environ Entomol.* 13: 579-583.
- Lendvai G. 1993: Régi-új elem a magyar flórán: a borzas macskamenta (*Nepeta parviflora* M. Bieb.). *Bot. Közl.* 80: 99-102.
- Lendvai G. – Horváth A. 1994: Adatok a Mezőföld löszflórájához. – *Bot. Közl.* 81: 9-12.
- Lussenhop, J. (1996). Collembola as mediators of microbial symbiont effects to soybean. *Soil Biology and Biochemistry*, 28, 363-369.
- Lussenhop, J., 1992. Mechanisms of microarthropods–microbial interactions in soil. *Advances in Ecological Research* 23, 1–33.
- Manly, B.F.J., 1991. *Randomization and Monte Carlo Methods in Biology*. Chapman and Hall, New York. 281pp.
- Mawdsley, J.L. and Bardgett, R.D. 1997. Continuous defoliation of perennial ryegrass (*Lolium perenne*) and white clover (*Trifolium repens*) and associated changes in the microbial population of an upland grassland soil. *Biology and Fertility of Soils*, 24: 52-58
- McLean, M.A., Kaneko, N. & Parkinson, D. (1996). Does selective grazing by mites and Collembola affect litter fungal community structure? *Pedobiologia*, 40, 97-105.
- McNaughton, S.J., 1983. Serengeti grassland ecology: the role of composite environmental factors and contingency in community organization. *Ecological Monographs* 53, 291-320.
- Merchant, V.A. and Crossley, D.A. Jr. 1970: An inexpensive, high-efficiency Tullgren extractor for soil microarthropods. *Journal of the Ga. Enomol. Soc.*, 5, 83–87.
- Moore, J.C., De Ruiter, P.C. 1991. Temporal and spatial heterogeneity of trophic interaction within below-ground foodwebs. *Agr. Ecosys. and Environ.* 34, 371-397.

- Naeem, Sh., 1996. Patterns in the distribution and abundance of grassland species. *TREE* 11, 400-401.
- Németh, L. 1999. Specarea 0.1 (1999) -- Species/Area curve preproc. (c) Free Software Foundation (GNU Public License)
- O'Connell, T. and Bolger, T. (1997). Stability, ephemerality and dispersal ability : microarthropod assemblages on fungal sporophores. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62, 111-131.
- Palmer, M. W., van der Maarel, E. 1995: Variance in species richness, species association, and niche limitation. *Oikos* 73: 203-213.
- Pastor, J., Dewey, R.J., Naiman, R.J., McInnes, P, 1993. Moose browsing and soil fertility in the boreal forest of Isle Royale National Park. *Ecology* 74, 467-480.
- Petersen, H. 1978. Sex ratios and the extent of parthenogenetic reproduction in some collembolan populations. In: Dallai, R. (ed) First International Seminar on Apterygota. Accademia della Science di Siena detta de'Fisiocritici, Siena, 19-35.
- Petersen, H., Luxton, M., 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39, 287-338.
- Ricklefs, R.E. 1967. A graphical method of fitting equations to growth curves. *Ecology*, 48: 978-983.
- Rosenzweig, M.L., 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Roxmough, S.H., Matsuki, M. 1999. The statistical validation of null models used in spatial association analyses. *Oikos* 85, 68-78.
- Ruess, R.W., Seagle, S.W., 1994. Landscape pattern in soil microbial processes in the Serengeti National Park, Tanzania. *Ecology* 75, 892-904.
- Sankaran, M., McNaughton, S.J., 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401, 691-693.
- Scheu, S., Theenhaus, A., & Jones, T.H., 1999. Links between the detritivore and the herbivore system : effects of earthworms and Collembola on plant growth and aphid development. *Oecologia* 119, 541-551.
- Siemann, E., 1998: Experimental tests of effects of plant productivity and diversity on grassland arthropod diversity. *Ecology* 79, 2057-2070.
- Siepel, H., 1994. Life-history tactics of soil microarthropods. *Biology and Fertility of Soils* 18, 263-278.

- Slauson W.L., Cade B.S., Richards, J.D., 1994. User Manual For BLOSSOM Statistical Software Midcontinent Ecological Science Center National Biological Survey 4512 McMurry Ave. Fort Collins, Colorado 80525
- Soberon, J., Llorente, J., 1993. *Conserv. Biol.* 7, 480-488.
- Sokal, R.S., & Rohlf, F.J., 1995. *Biometry*. Freeman, San Francisco.
- Stach, J., 1947. The apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family: Isotomidae. Polska Akademia Nauk, Krakow.
- Stach, J., 1956. The apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family: Sminthuridae. Polska Akademia Nauk, Krakow.
- Stach, J., 1954. The apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Family: Onychiuridae. Polska Akademia Nauk, Krakow.
- Stach, J., 1960. The apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Tribe: Orchesellini. Polska Akademia Nauk, Krakow.
- Stach, J., 1962. The apterygotan fauna of Poland in relation to the world-fauna of this group of insects. Tribe: Entomobryini. Polska Akademia Nauk, Krakow.
- StatSoft, Inc. (1995). *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2325 East 13th Street, Tulsa, OK 74104, (918) 583-4149, fax: (918) 583-4376.
- Stimmann, M.W., 1974. Marking insects with rubidium: imported cabbageworm marked in the field. *Environ. Entomol* 3: 327-328.
- Stimmann, M. W., Wolf, W. W., and Berry, W. L., 1973. Cabbage loopers: biological effects of rubidium in the larval diet. *J. Econ. Entomol.* 66: 324-326.
- SYN-TAX-PC: Podani, J., 1993. Computer programs for multivariate data analysis in ecology and systematics. Version 5.0 user's guide. Scientia Publishing, Budapest
- Thompson, K, Parkinson, J A, Band, S R and Spencer, R E (1997) A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora. *New Phytologist* 136: 679-689.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E., 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300-1302.
- USDA, NRCS 1999. The PLANTS database (<http://plants.usda.gov/plants>). National Plant Data Center, Baton Rouge, LA 70874-4490 USA.
- Van Steenwyk R.A., Ballmer, G. R., Page, A. L., Reynolds, H. T., 1978. Marking pink bollworm with rubidium. *Ann. Entmol. Soc. Am.*: 71: 81-84.
- van der Heijden, M.G., Klironomos, J.N., Moutoglis, P., Boller, T., 1999. "Sampling effect", a problem in biodiversity manipulation? A reply to David A. Wardle. *Oikos* 87, 408-409.

- Visser, S. 1985. The role of soil invertebrates in determining the composition of soil microbial communities. In Fitter, A.H. (Ed.) *Ecological interaction in soil*. Blackwell, Oxford, pp 297–317.
- Walther, B.A., 1995. Sampling effort and parasite species richness. *Parasitology Today* 11, 306–310.
- Wardle, D.A., Nicholson, K.S., 1996. Synergistic effects of grassland plant species on soil microbial biomass and activity: implication for ecosystem-level effects of enriched plant diversity. *Functional Ecology* 10, 410–416.
- Wardle, D.A., Lavelle, P., 1997. Linkage between soil biota, plant litter quality and decomposition. In Cadish, G., Giller, K.E., (Eds) *Driven by Nature: Plant litter quality and decomposition*. CAB International, Wallingford, pp. 107–124.
- Wardle, D.A., Barker, G.M., Bonner, K.I., Nicholson, K.S. 1998. Can comparative approach based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *J. of Ecology* 86, 405–420.
- Wardle, D.A., 1999. Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity–ecosystem function relationships? *Oikos* 87, 403–405.
- Williams, R.H., Whipps, J.M. & Cooke, R.C. 1998. Role of soil mesofauna in dispersal of *Coniothyrium minitans*: mechanisms of transmission. *Soil Biology and Biochemistry*, 30, 1937–1945.
- Zar, J. H. 1995: *Biostatistical Analysis*. 2nd edition. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- Zólyomi B. 1958: Budapest és környékének természetes növénytakarója. In: Budapest természeti képe (szerk.: Pécsi M.). Akadémiai Kiadó, Budapest. pp. 509–642.